2º On admet que, sauf les exceptions présumées signalées plus haut, le nucléome est nécessaire à l'existence des organismes vivants. En effet, les méthodes de mérotomie, de nucléophagie, de plasmolyse ont montré que si le noyau n'était pas indispensable à certaines manifestations de la cellule comme le mouvement, la préhension des aliments, la formation d'une membrane et même un commencement de digestion des aliments, la multiplication de ces cellules n'avait pas lieu en l'absence de noyau (1).

3º Il ne saurait être question de sexualité chez les êtres sans faire intervenir le nucléome : la plasmogamie, si elle n'est pas accompagnée de fusion nucléaire, perd de son importance, à ne considérer que les nombreuses anastomoses qui se produisent chez beaucoup de Champignons. La fusion de deux noyaux suivie à un moment donné d'une réduction chromatique est devenue un critérium de la sexualité : celui-ci a permis de découvrir la sexualité dans des conditions où on n'aurait jamais pu supposer qu'elle existât,par exemple chez les Champignons supérieurs (2) ; les alternances entre stade haploïde et diploïde qui ont une si grande importance dans le développement des groupes, comme dans celui des individus, reposent sur la constitution des noyaux résultant des phénomènes sexuels et de la fusion des noyaux des gamètes.

Le nucléome, pour beaucoup de biologistes, conditionne non seulement l'ensemble du développement mais il préside aussi aux phénomènes de mutation, d'hybridation, de mendélisme, alors qu'il est régulateur également de la détermination des sexes.

Toutes ces propriétés sont naturellement attribuées aux chromosomes entre lesquels on s'efforce de plus en plus de trouver des différences morphologiques constantes au

1. P. A. Dangeard, Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma (*Le Botaniste*, série IV, 1894-1895, p. 199).

2. P. A. Dangeard, L'origine du périthèce chez les Ascomycètes, avec bibliographie du sujet (*Le Botaniste*, série X, p. 1-385 et 91 planches, 1907).

cours des mitoses successives. Ces différences portent non seulement sur la longueur, le volume, les constrictions ou les étranglements localisés des filaments chromosomiques, mais aussi sur les nodules chromatiques ou chromomères qui s'y trouvent plus ou moins espacés.

Mais ces différences entre chromosomes, si grandes puissent-elles être, ne sauraient suffire pour expliquer tous les phénomènes envisagés et c'est alors qu'on a recours à l'hypothèse d'unités matérielles ou *gènes*, non accessibles à l'observation directe, lesquels en se combinant de diverses façons au cours des mitoses, et surtout lors de la réduction chromatique, produiraient des interéaction variées. Cette hypothèse de répartition variable des gènes, principalement pendant la méiose, soit par ce qu'on appelle *chiasmatypie* et *rhegmatypie*, dispense d'attribuer à chaque gène toujours exactement le même rôle, et permet d'envisager au contraire un nombre très grand de variations. On est bien obligé d'admettre toutefois que, pour assurer la transmission de caractères héréditaires au sens large, le mélange des gènes ne doit pas aller jusqu'à l'éparpillement et modifier ainsi complètement la fonction d'un chromosome donné.

Cette restriction est d'autant plus nécessaire que la détermination du sexe est de plus en plus considérée, comme liée à la présence ou à l'absence dans l'œuf fécondé, d'un chromosome sexuel diffèrent des chromosomes ordinaires (1).

On rencontre dans cette détermination présumée du sexe par l'intermédiaire d'un chromosome spécial, deux types principaux le type XO et le type XY : rappelons brièvement leurs caractéristiques. L'exemple du premier type sera emprunté à un animal, le *Protenor befragei*.

Dans ce type, les noyaux somatiques et ceux de la sper-

1. Consulter à cet égard, comme pour la bibliographie du sujet, le *Traité* de Sharp, 2e édition, 1926, p. 423 et suivantes.

mogonie contiennent, à côté des chromosomes ordinaires ou autosomes accouplés par deux, un chromosome sexuel unique X : à la première division, il y a disjonction des autosomes et division de X: la seconde division est équationnelle pour les autosomes, tandis que X passe, sans se diviser à l'un des pôles : une moitié seulement des quatre gamètes mâles formés dans la méiose est ainsi pourvue du chromosome X, alors que l'autre moitié en est dépourvue. Par contre, les oocytes possèdent 2 X dans leur noyau, à côté des autosomes : chaque œuf, après les deux mitoses réductrices, reçoit un X. Selon que cet œuf est fécondé par un spermatozoïde avec X ou sans X, il donne naissance à un individu mâle ou à un individu femelle : les noyaux du premier ne contiendront qu'un chromosome X, à côté des autosomes appariés, alors que dans les individus femelles, le noyau possédera 2 X.

L'exemple du second type XY sera pris chez une Hépatique hétérothallique, le *Sphaerocarpos Donnellii* : il a été découvert par Allen et décrit par lui avec précision.

Le sporophyte possède huit paires de chromosomes avec une autre paire de chromosomes inégaux XY. Au cours de la sporogénèse, lors de la division de la cellure mère en quatre spores, X et Y se séparent à la première mitose de réduction et ils se divisent à la seconde mitose. De cette façon, deux spores sur quatre reçoivent, en plus des autosomes, un X et celles-ci fournissent un gamétophyte femelle, alors que les deux autres spores ayant reçu le chromosome Y donnent naissance à un gamétophyte mâle.

On sait que, d'après les travaux récents (Santos, Correns, Winge), il existerait chez les Angiospermes dioïques, deux sortes de grains de pollen différant les uns des autres, suivant le type XO et le type XY.

Tous les résultats obtenus dans cette voie présentent le plus grand intérêt et il est à souhaiter que, malgré les difficultés du sujet, on puisse les étendre aux Champignons hétérothalliques.

Evidemment, les résultats auxquels on arrive ainsi par des études approfondies du nucléome sont des plus remarquables et véritablement impressionnants. On s'explique qu'à la suite de Morgan et de son école, bon nombre de Laboratoires se consacrent presque exclusivement à ces questions dont l'intérêt pratique vient s'ajouter à l'intérêt théorique. Partout on parle de génotypes et de phénotypes ; la présence d'hétérochromes que l'on classe soigneusement, pour les reconnaître d'une mitose à l'autre, est signalée dans des cas déjà très nombreux.

On s'attache d'autre part à dégager la signification du fait que le nombre de chromosomes des différentes espèces d'un même genre, *Rosa*, *Chrysanthemum*, *Triticum*, etc. est souvent un multiple d'un nombre haploïde de base existant dans une espèce donnée : il y a *polyploïdie* : on a ainsi des noyaux triploïdes, tétraploïdes, pentaploïdes, etc.

Nous pensons qu'une partie de ce grand effort pourrait être réservé utilement aux organismes inférieurs, puisque le schéma de la mitose et celui de la reproduction sexuelle sont les mêmes partout. Ce n'est pas un effort de sape que nous envisageons, mais un travail de consolidation par la base, sans nier que certaines constructions d'un caractère trop hypothétique pourraient bien subir quelques dommages.

Pour ne parler que de la polyploïdie certains genres, nombreux en espèces comme les *Chlamydomonas*, se prêteraient admirablement à l'étude de cette question.

Dans un mémoire déjà ancien, puisqu'il date de 1899 (1), nous avons fourni quelques chiffres indiquant le nombre approximatif des chromosomes dans quelques espèces : ainsi le *Chlamydomonas variabilis* possède une dizaine de chromosomes ainsi que le *Chlamydomonas Dilli*, alors que le *Chlamydomonas Monadina* en montre une trentaine :

1. P. A. Dangeard, Mémoire sur les Chlamydomonadinées (*Le Botaniste*, 6e série, 1899).

si le nombre de base était d'une dizaine, le noyau du *Chlamydomonas Monadina* se trouverait être ainsi un noyau triploïde.

Par contre, il nous paraît que la polyploïdie ne se rencontre pas ou qu'elle est rare et fortement limitée dans tout le groupe des Champignons (1). L'impression existe que l'on s'achemine progressivement vers l'idée d'un nombre réduit de chromosomes, le plus souvent de deux ou quatre, comme on l'a déjà constaté chez beaucoup d'Ascomycètes et de Basidiomycètes.

Nous devons nous contenter ici, pour l'instant, d'une simple allusion : mais on ne peut manquer d'être frappé par l'absence de polyploïdie ou sa rareté dans des groupes où les genres sont si nombreux en espèces : ce caractère n'est pas sans signification, ne serait-ce que par rapport aux questions d'hybridation relatives à ces Champignons : on sait en effet que l'hybridation est l'une des causes invoquées pour expliquer la structure polypoïde des noyaux.

En ce qui concerne la méiose, il est vraiment assez extraordinaire que l'on puisse retrouver la succession des mêmes stades leptotène, pachytène, diplotène, exactement pareils à la fois chez les Insectes comme le *Chortippus curtipennis* (2) et un Champignon, le *Coleosporium Senecionis* (3) : les dessins de l'une des méioses pourrait s'appliquer à l'autre dans tous ses détails, sans en excepter même, il semble, le phénomène dit de chiasmatypie.

En présence de constatations aussi extraordinaires, la plus grande prudence s'impose au sujet des théories rela-

1. M[lle] Panca Eftimiu, Contribution à l'étude cytologique des Exoascées (*Le Botaniste*, série XVIII, 1927). M[lle] Panca Eftimiu et Kharbush. Le développement des périthèces et le phénomène de la réduction chromatique chez les Erysiphacées (*Le Botaniste*, série XX, 1928).

2. Janssens, La théorie de la chiasmatypie (*La Cellule*, t. XXV, 2[e] fasc., 1909) et *La Cellule*, t. XXXIV, 1924.

3. M[me] F. Moreau, Les phénomènes de la sexualité chez les Urédinées (*Le Botaniste*, fasc. IV-VI, p. 145-284, pl. XXV, 1914).

tives au nucléome et à son rôle : personne ne songe d'ailleurs à en nier l'importance et l'intérêt. Toutefois, on est pleinement justifié à mener de front l'étude des autres formations de la cellule dans le plus grand nombre possible de groupes et d'espèces, afin de savoir dans quelle mesure elles participent au métabolisme général et aussi à la transmission des caractères héréditaires.

2º *Le vacuome.*

Nous serions assez disposé dans une classification par ordre d'importance des formations cellulaires, de placer le vacuome, immédiatement après le nucléome.

Cette opinion aurait, il y a quelques années, avant nos premières recherches, soulevé incontestablement les plus légitimes protestations. On envisageait en effet, assez généralement, le système vacuolaire comme résultant d'un simple apport d'eau provenant de l'extérieur et s'accumulant dans les cellules jeunes encore dépourvues de toute trace de vacuole.

La plupart des botanistes avaient abandonné complètement, sous l'influence de Pfeffer, les idées de Vries et de Went sur l'existence de tonoplastes, expression changée plus tard par Van Tieghen en celle d'hydroleucites.

Une note que nous allons reproduire ici en entier, *vient en* 1916 modifier l'état de la question : à l'idée d'une solution aqueuse contenue dans les vacuoles, elle substitue la notion d'une solution colloïdale : à l'idée d'un système vacuolaire, d'existence discontinue, elle substitue la notion possible d'une transmission ininterrompue de cette formation d'une génération à l'autre (1).

« Les recherches d'un grand nombre d'auteurs, parmi lesquels Babès, Butschli, Meyer, Lauterborn, Dangeard, Guilliermond, Bauverie, Moreau,

1. P. A. Dangeard, La métachromatine chez les Algues et les Champignons (*Bull. Soc. Botanique de France*, 24 mars 1916, t. 63, p. 95-100).

Lutz, ont attiré l'attention sur l'existence chez beaucoup de Protophytes, d'une substance chromatique qui a été désignée sous le nom de chromatine, de métachromatine ou encore de volutine ; on la retrouve chez les Protozoaires avec les mêmes propriétés générales.

Cette substance a été décrite sous la forme de grains arrondis qui prennent une coloration rouge vineux par certains réactifs, tels que le bleu de méthylène, le bleu de crésyl, le bleu polychrome, l'hématoxyline, etc. On donne à ces grains le nom de corpuscules métachromatiques : Meyer a indiqué un certain nombre des réactions les plus caractéristiques présentées par cette substance.

L'opinion qui tend actuellement à prévaloir, d'après les nombreux mémoires publiés par Guilliermond et aussi à la suite des recherches de Moreau, consiste à considérer les corpuscules métachromatiques comme provenant d'un chondriome. Les grains apparaîtraient à l'intérieur des mitochondries, quelle que soit la forme de ces dernières ; ils émigreraient ensuite dans les vacuoles en conservant une enveloppe mitochondriale ; ils subiraient alors un accroissement plus ou moins considérable, à la suite duquel ils seraient parfois le siège d'une sorte de pulvérisation ou d'émiettement en corpuscules plus petits ; finalement, ils seraient utilisés comme substance de réserve après s'être dissous dans le suc cellulaire.

L'histoire de la métachromatine, d'après nos propres observations, se présente, dans la cellule, d'une façon très différente de celle qui vient d'être résumée.

Nous prendrons comme exemple une Diatomée, dont les cellules sont unies en longs filaments, l'*Himantidium pectinale*. Elle se prête admirablement à cette étude. Nous ajouterons que les choses se passent exactement de la même façon dans tous les Champignons que nous avons examinés : *Saccharomyces*, *Oïdium*, *Bactridium*, *Mucor*, *Penicillium*, *Aspergillus* et aussi dans diverses Algues appartenant aux genres *Ulothrix*, *Conferva*, *Chœtophora*, etc.

Les cellules d'*Himantidium* présentent toutes la structure suivante qui se voit nettement, soit sur le vivant, soit après l'action des réactifs fixateurs et des colorants : au centre, un noyau nucléolé ; autour de ce noyau, une mince couche de protoplasma qui se prolonge en cordons très fins et peu nombreux, anastomosés par endroits et qui rejoignent une mince couche de protoplasma pariétal tapissant la paroi interne des deux valves ; sur les deux faces latérales, se trouvent les deux chromatophores très minces à la surface desquels circulent aussi les fins cordons de cytoplasme ; les globules d'huile, de grosseur très variable, sont placés à la surface interne des chromatophores et aussi dans le cytoplasme qui entoure le noyau ou dans celui qui forme les trabécules.

Notons, contrairement à une opinion qui a été émise récemment, que les globules d'huile n'appartiennent pas aux chromatophores, mais se trouvent dans le cytoplasme même ; la remarque s'applique également aux Chlorophycées.

Tout le reste de la cavité cellulaire est rempli, sur le vivant, d'un suc vacuolaire d'apparence complètement homogène ; il n'existe à ce moment aucune trace de corpuscules métachromatiques quelconques.

Employons maintenant directement, sous la lentille du microscope, une coloration vitale au bleu de méthylène ou au bleu de crésyl : en quelques secondes, alors que le noyau et le protoplasma restent incolores, il se produit une pénétration du colorant dans la grande et unique vacuole centrale : on y voit apparaître un grand nombre de corpuscules arrondis de grosseur très variable qui accumulent à leur intérieur la substance colorante et deviennent d'un rouge vineux, alors que la solution employée est à peine teintée. Pour expliquer ce phénomène, on peut admettre que la métachromatine dissoute dans le suc cellulaire, forme avec le colorant une sorte de combinaison qui s'accumule autour de centres de formations plus ou moins nombreux. La consistance des corpuscules ainsi formés, alors que la cellule conserve toute sa vitalité, est de nature visqueuse : la combinaison, à cet état, est instable, car il suffit de faire passer de l'eau sous la lamelle pour la faire disparaître et pour rendre au suc vacuolaire son aspect homogène.

Toutes les cellules d'un filament, même celles qui sont en division, se comportent de la même façon à l'état vivant ; le cytoplasme et le noyau ne retiennent aucune trace du colorant : ce n'est qu'avec la diminution de la vitalité, au bout d'un temps très long et qui dépend de la concentration du bain, qu'une légère teinte bleue apparaît. Il en est de même du chromatophore.

On peut donc conclure de cette première expérience et avec certitude que la métachromatine est localisée dans cette Diatomée, exclusivement dans le suc vacuolaire et qu'elle manque totalement dans le cytoplasme et le chromatophore.

Continuons nos expériences et cherchons l'explication des erreurs qui se sont produites au sujet de cette substance.

Pour cela, nous allons employer les fixateurs qui ont été recommandés pour l'étude des corpuscules métachromatiques. L'un des meilleurs est l'alcool absolu et, bien que nous ayons utilisé aussi les autres, nous ne parlerons ici que de celui-là.

Sur les matériaux fixés à l'alcool absolu et colorés ensuite au bleu de méthylène ou au bleu de crésyl, on trouve dans le suc vacuolaire une quantité de corpuscules métachromatiques se colorant en rouge vineux : il en existe parfois des centaines. Lorsqu'ils sont moins nombreux, il

s'en rencontre de très gros ; un plus ou moins grand nombre sont agités de mouvements browniens ; ils peuvent s'accumuler sur une face sous l'action de la pesanteur. Quelquefois, le dépôt des corpuscules se fait le long des cordons de cytoplasme ou encore au contact de la couche pariétale ou des chromatophores ; mais il est toujours facile de constater que le protoplasma lui-même est homogène et complètement dépourvu de granulations métachromatiques.

Dans cet exemple, la vacuole étant nettement délimitée du protoplasma et de ses ramifications, l'observation offre toute garantie de certitude.

La métachromatine s'est donc déposée en corpuscules et en grains sous l'action de l'alcool absolu ; les histologistes qui n'auraient étudié que du matériel fixé, en seraient arrivés naturellement à décrire ces corpuscules comme étant préformés à l'intérieur de la cellule ; cette erreur s'est produite fréquemment et en particulier à propos des Levures et d'autres Champignons.

La métachromatine qui s'est déposée en grains sous l'action de l'alcool absolu est susceptible de se dissoudre à nouveau au contact de l'eau : il semble donc que les corpuscules métachromatiques ne devraient pas se retrouver dans les préparations à l'hématoxyline (méthode de Heidenhain ou autres méthodes).

Il n'en est rien cependant : le mordançage à l'alun a pour résultat d'insolubiliser les corpuscules métachromatiques qui se colorent très bien alors par l'hématoxyline : on retrouve toutes les formes décrites par les différents auteurs.

Les faits que nous venons d'exposer peuvent être vérifiés, en l'espace de quelques minutes, sauf bien entendu ce qui concerne les méthodes de coloration à l'hématoxyline.

Nous pouvons donc conclure à la suite de ces observations étendues aux Algues et aux Champignons que la métachromatine ne prend pas naissance à l'intérieur d'un chondriome et qu'elle ne suit pas l'évolution qui lui a été attribuée. Cette substance est en effet soluble dans l'eau ; elle se trouve dissoute parfois en très grande abondance dans le suc vacuolaire ; elle forme avec lui une sorte de solution colloïdale ou gelée, d'où elle peut être précipitée sous l'influence de divers agents ou réactifs.

Cette propriété nous explique pourquoi on a rencontré parfois dans la cellule vivante de certaines espèces des corpuscules métachromatiques préformés. Il suffit que, dans une espèce, il y ait production dans le suc vacuolaire d'une substance agissant à la façon de l'alun pour que les dépôts en grains de métachromatine deviennent insolubles ; mais ce cas est beaucoup plus rare qu'on ne le suppose.

Il existe un autre cas qui est fréquent et qui est lié à la transmission de la métachromatine à travers les générations successives.

Dans les organes qui abandonnent leur eau, comme la chose se produit pour les kystes, les chlamydospores, les spores, etc,. la métachromatine contenue dans les vacuoles se condense et finit par se déposer en un corpuscule autour duquel le cytoplasme, par suite de la disparition de l'eau, arrive plus ou moins au contact ; ce sont ces formations que nous avions décrites autrefois sous le nom de cœnosphères, en particulier dans les *Bactridium*, sans d'ailleurs en connaître la signification : si le système vacuolaire a la forme d'un fin réseau, le dépôt de métachromatine aura la même forme.

Cette signification se dégage maintenant ; ce dépôt de métachromatine laissé par les vacuoles sera le point de départ des nouvelles vacuoles au moment de la germination ; la métachromatine est douée de propriétés osmotiques considérables qui entrent en jeu au moment de la germination : c'est de cette façon qu'il faut comprendre la transmission du système vacuolaire d'une génération à l'autre.

Cette note de 1916 constitue le point de départ du mouvement actuel relatif au vacuome : *on y trouve décrit en détail la manière dont il se comporte avec un colorant vital, la nature colloïdale de son contenu, la précipitation de celui-ci en corpuscules métachromatiques sous l'influence du colorant vital ou de réactifs fixateurs, et enfin l'indication de la façon dont cette formation se transmet d'une génération à la suivante.*

Nous avions, dans cette Note, spécifié que le système vacuolaire se comportait exactement de même chez les Champignons examinés *Saccharomyces*, *Oïdium*, *Bactridium*, *Mucor*, *Penicillium*, *Aspergillus* et chez diverses Algues appartenant aux genres *Ulothrix*, *Conferva*, *Chaetophora* etc.

La première brèche était ainsi ouverte dans la théorie du chondriome, telle qu'elle était comprise à cette époque ; il devenait évident qu'il fallait retirer de cet ensemble hétérogène tous les corpuscules métachromatiques si nombreux qui avaient été décrits en particulier chez les Protozoaires et les Protophytes, les Levures et de nombreuses Algues et Champignons.

Remarquons aussi qu'à partir de ce moment seulement, il devenait possible d'interpréter la notion du système vacuolaire chez les organismes inférieurs où il passait à peu près totalement inaperçu, comme dans la cellule animale, sauf en ce qui concerne les vacuoles digestives et les vacuoles contractiles.

La question du système vacuolaire des Levures méritait d'être envisagée à part plus longuement : deux notions opposées allaient s'affronter et du succès de l'une ou de l'autre, allait dépendre un changement profond, radical dans l'interprétation du métabolisme cellulaire.

Guilliermond avait signalé, dans sa thèse, l'abondance des corpuscules métachromatiques chez les Levures et quelques autres Champignons sans se douter aucunement de leur origine (1). Beaucoup plus tard, en 1915, il cherche à faire rentrer cette origine dans la théorie du chondriome en étendant les observations à d'autres groupes de Champignons et aussi à différentes Algues. Pour lui, les corpuscules métachromatiques prennent naissance à l'intérieur, des mitochondries et des chondriocontes ; ils se rendraient ensuite dans les vacuoles, encore entourés de leur écorce mitochondriale ; là, ils augmenteraient de volume, comme le grain d'amidon d'un leucite ; finalement, ils pourraient avant de se dissoudre, pour être utilisés comme substance de réserve, subir une sorte de fragmentation (2).

S'appuyant sur ses observations personnelles et quelques autres, il admet que les corpuscules métachromatiques prennent naissance à l'intérieur des chloroleucites.

De cette façon, *ces éléments chromatiques, tout comme les grains d'amidon, naîtraient toujours aux dépens et à l'intérieur de leucites, qu'il s'agisse de mitochondries ou de chromatophores.*

1. Guilliermond, Recherches cytologiques sur les Levures et quelques moisissures à formes-levures. Thèse Paris, 1902.

2. Guilliermond, Recherches sur le chondriome chez les Champignons et les Algues (*Revue générale de Botanique*, t. XXVII, 1915).

Tout cet édifice construit à grands frais, allait s'écrouler comme château de cartes : l'effondrement commencé avec notre première note allait être complet et définitif avec une seconde note suivant de près la première (1) : voici le résumé par lequel elle se termine :

« Chez les Levures, comme chez les Algues, la métachromatine est ordinairement en solution dans le liquide des vacuoles ; on peut provoquer son dépôt en corpuscules métachromatiques soit par la méthode des colorations vitales, soit par fixation à l'alcool absolu ; ces corpuscules ne naissent jamais dans le cytoplasma ; on ne saurait leur attribuer une origine semblable à celle des granules amylacés, aux dépens de mitochondries, de chondriocontes ou de leucites ; quant aux formes différentes qu'ils affectent, à leur nombre, à leur volume, toutes ces modalités dépendent des conditions dans lesquelles la métachromatine a été précipitée au milieu du suc vacuolaire et de l'action plus ou moins prolongée de l'eau et de certains réactifs sur cette substance ; c'est ainsi qu'on rencontre la métachromatine en gros amas plus ou moins irréguliers, en corpuscules arrondis avec partie centrale plus claire, en fins granules, etc. ; tantôt, les corpuscules sont libres au milieu de la vacuole, et ils sont alors agités de mouvements browniens ; tantôt ils se sont déposés sur la paroi interne de la vacuole et alors ils sont fixés ; quant à leur nombre, il est extrêmement variable. »

Dans cette même année 1916, la découverte des vacuoles primordiales que nous avons désignées plus tard sous le nom de métachromes, était annoncée dans les termes suivants chez les Mucorinées (2) :

« Les colorations vitales, appliquées à ces spores, montrent l'existence au milieu du cytoplasme de petites vacuoles souvent sphériques ; elles se colorent vivement en rouge et on constate que la métachromatine s'y trouve en solution épaisse ; ces vacuoles sont tantôt très petites et nombreuses, tantôt plus grosses et en moins grand nombre ; d'autres spores possèdent, à côté de ces vacuoles sphériques, d'autres vacuoles, à contenu semblable, ayant la forme de bâtonnets ou de cordons flexueux;

1. P. A. Dangeard, Note sur les corpuscules métachromatiques des Levures (*Bull. Soc. Mycologique de France*, t. XXXII, 1er et 2e fascicule, 1916, p. 31).

2. P. A. Dangeard, La métachromatine chez les Mucorinées (*Bull. Soc. mycologique de France*, t. XXXII, 1916, p. 47).

enfin, dans un certain nombre de spores, il existe un fin réseau vacuolaire de canalicules renfermant également de la métachromatine dissoute.

« Cette structure se voit également bien, soit qu'on emploie les colorants vitaux, soit qu'on utilise la fixation à l'alcool absolu, suivie de l'emploi des colorants de la métachromatine.

« Ces faits montrent comment la transmission du système vacuolaire est assurée d'une génération à l'autre, par la permanence de la métachromatine dissoute dans le suc cellulaire ; que l'eau vienne à s'évaporer complètement, il reste dans la spore des éléments formés de métachromatine condensée qui affectent la forme de sphérules, celle de bâtonnets, de cordons flexueux, de réseaux. »

Ces aspects si curieux du système vacuolaire initial, ignorés jusque-là, devaient retenir notre attention et cette même année 1916, nous en signalons, non plus seulement chez les Champignons, mais aussi chez les Phanérogames.

En dehors des microsomes et des chloroleucites,

« Il est facile, écrivions-nous (1), de constater que la cellule renferme une autre formation qui se présente sous la forme de petits globules tous de même grosseur ou au contraire de taille variable, sous la forme également de bâtonnets, de filaments simples ou ramifiés, ou d'un fin reticulum ; ces éléments sont visibles à cause de leur très grande réfringence : on passe par des transitions insensibles à des vésicules plus grosses, à des cordons plus larges, anastomosés, qui nous conduisent à un système vacuolaire plus développé contenant la même substance réfringente. »

Nous notons déjà à ce moment que les différents aspects vus chez diverses espèces de *Geranium* et en particulier les G. *pratense* et *G. tuberosum* ont un caractère général.

« Parmi les sujets qui se prêtent le mieux à l'observation de ces éléments, nous citerons plus particulièrement les jeunes bourgeons de Noyer, de Châtaignier, de Frêne, de Charme, d'Asperge, de Rosier, etc., les pétales jeunes de fleurs à coloration rouge comme ceux de *Lychnis coronaria*, de *Pelargonium*, etc. »

1. P. A. Dangeard, Nouvelles observations sur la nature du chondriome chez les plantes et ses rapports avec le système vacuolaire (*Bull. Soc. Bot. de France*, 4e série, t. XVI, 1916, p. 179, séance du 23 juin).

Mais c'est vraiment dans une Note du 11 mars 1918 (1) que sont donnés en détail les différents stades de l'évo-

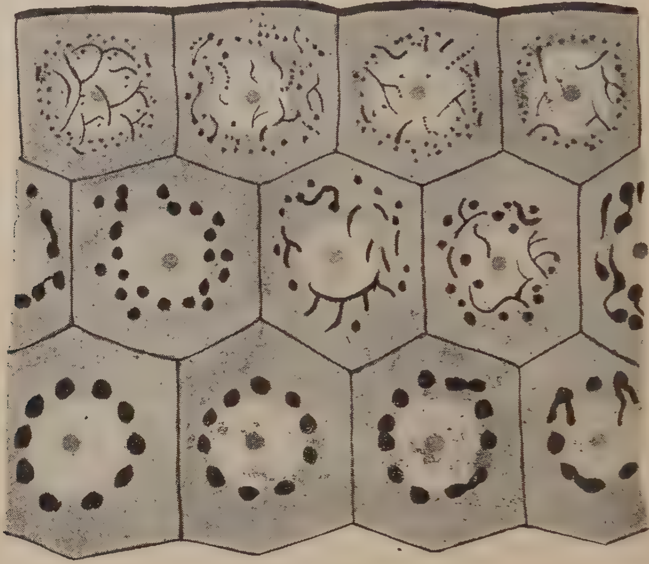


Fig. A.
Coloration vitale du chondriome dans un jeune pétale de Tulipe.

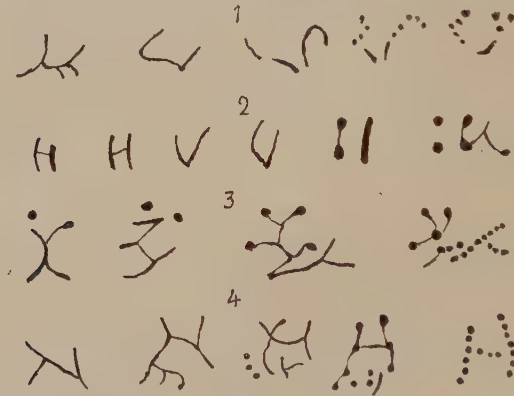


Fig. B.
Les transformations successives des éléments mitochondriaux dans un jeune pétale de Tulipe.

lution du système vacuolaire, soit dans un jeune pétale

1. P. A. Dangeard, Sur la nature du chondriome et son rôle dans la cellule (Comptes rendus, Acad. Sc., n° 11, 1918, p. 439).

de Tulipe, soit dans l'épiderme d'un jeune pétale de *Géranium.* Nous ne résistons pas au plaisir de placer sous les yeux de nos lecteurs les dessins qui ont illustré ce travail.

Ces figures A, B, C, D, comme on pourra le constater,

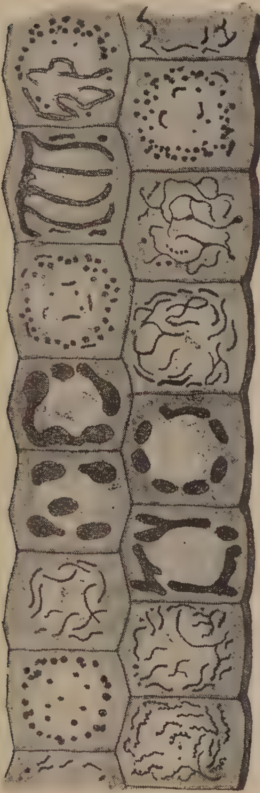


Fig. C.

Le chondriome dans l'épiderme d'un jeune pétale de *Geranium.*

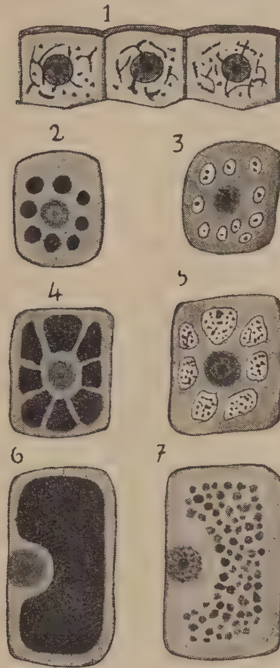


Fig. D.

Comparaison entre le chondriome de la cellule vivante et la même formation après précipitation par les réactifs des corpuscules métachromatiques.

sont encore de la plus grande actualité : elles représentent une des descriptions les plus complètes, sinon la meilleure, de l'évolution de ces premiers stades du système vacuolaire découverts par nous en 1916 chez les Mucorinées et dont nous avions généralisé l'existence chez un grand nombre de plantes, tant Cryptogames que Phanérogames.

L'emploi provisoire dans ce travail et dans les légendes accompagnant les figures de l'expression chondriome dû au fait que les aspects découverts par nous ressemblaient à ceux que l'on désignait du même nom dans la cellule animale, ne pouvait prêter à aucun équivoque, ni à la moindre incertitude sur la nature de la formation cellulaire envisagée, puisque nous avions soin de présiser que ce terme s'appliquait « à l'ensemble du système vacuolaire sous ses aspets variés et successifs » *loc. cit.*, p. 441.

Nos connaissances sur le métabolisme cellulaire vont faire un nouveau pas en avant.

Notre première Note de 1916, sur l'*Himantidinm pectinale* avait permis d'établir *l'origine des corpuscules métachromatiques* et *leur mode de formation* : la découverte des stades filamenteux du système vacuolaire, nous a de même conduit à reconnaître *l'origine et le lieu d'apparition des pigments anthocyaniques* et à faire disparaître de la science une erreur tout aussi grave que la première.

La formation des pigments anthocyaniques avait fait en 1913 l'objet d'une vive controverse entre Pensa et Guilliermond. Ce dernier, en 1914 avait même consacré un Mémoire accompagné de belles Planches (1) pour essayer de prouver que l'anthocyane et les composés phénoliques sont produits à l'intérieur de chondriocontes analogues à des plastes et faisant partie comme eux du groupe des mitochondries : voici d'ailleurs comment ce savant s'exprimait à ce sujet : « Les pigments anthocyaniques, contrairement à ce qu'on admettait jusqu'ici, ont donc la même origine que les autres pigments végétaux (chlorophylle, carotine, xanthophylle) et sont, comme eux le produit de l'activité des mithochondries. Seulement tandis que ces derniers, une fois formés restent fixés dans leurs plastes, les pigments anthocyaniques se dissolvent dans les vacuoles » *loc. cit.*, p. 35 de l'extrait.

1. Guilliermond, Recherches cytologiques sur la formation des pigments anthocyaniques (*Revue générale de Botanique*, t. XXV *bis*, 1914, p. 295).

Si ces pigments anthocyaniques avaient été élaborés réellement comme l'indiquait Guilliermond au sein, soit d'un chondrioconte, soit d'une mitochondrie granuleuse ou en bâtonnet, le rapprochement avec la formation de la chlorophylle s'imposait : « Nos observations, écrivait-il, font connaître un objet précieux pour l'étude vitale du chondriome, les feuilles de Rosier, qui permettent d'observer, sur le frais avec une admirable netteté le chondriome des dents des jeunes feuilles et de suivre sur elles, tous les processus de l'élaboration dans leur intérieur du pigment anthocyanique, ce qui met nos résultats à l'abri de toute critique et leur donne la rigueur d'une démonstration expérimentale » *loc. cit*, p. 35 de l'extrait.

Or, malheureusement, ces résultats en apparence si probants, étaient cependant inexacts.

La découverte sur de nombreux végétaux des formes initiales du système vacuolaire réalisée par nous de 1916 à 1918 avait permis de rectifier les erreurs de fait et d'interprétation contenues dans le Mémoire en question.

Nous montrons qu'anthocyane et tanins ne sont pas élaborés à l'intérieur de chondriocontes et de mitochondries, assimilables aux chloroleucites : ils sont des produits du système vacuolaire et apparaissent à l'intérieur des vacuoles primordiales sphériques ou filamenteuses dont nous avions reconnu le premier la véritable nature.

Ces résultats mettaient fin d'une façon heureuse aux nombreuses discussions sur l'origine de l'anthocyane, discussions auxquelles avaient pris part Pensa, Guilliermond, F. Moreau, Mirande, Lowschin, etc.

On s'explique mal comment Guilliermond qui avait reconnu peu après la justesse de nos observations et leur nouveauté, en ce qui concerne le lieu de production de l'anthocyane et des tanins ait pu, dans la suite, en 1921, s'attribuer la propriété de cette découverte dans les termes suivants (1).

1. Guilliermond, *Titres et travaux scientifiques*. Lyon, 1921.

« Mes recherches cytologiques sur la formation de l'anthocyane dans un grand nombre de feuilles et de fleurs m'ont amené au même résultat que R. Combes, relativement à l'origine de l'anthocyane. Elles ont établi que l'anthocyane peut apparaître directement au sein des primordia des vacuoles ou bien résulter de la transformation, à un stade quelconque du développement du système vacuolaire de composés phénoliques incolores présentant des réactions très voisines de celles des tanins et formés dans les primordia des vacuoles », *loc. cit.*, p. 82-83.

Cette manière d'envisager les choses du point de vue personnel apparaît bien un peu anormale : ce caractère se retrouve dans une appréciation que nous trouvons dans un récent article du même auteur (1) :

« The important researches conducted by P. A. Dangeard opened the way to a better understanding of the nature and evolution of vacuoles. These researches were suggested by our observation of the manner in which anthocyanin is formed at the margin of young living rose leaves. »

Pour rester vraiment dans le domaine des faits, Guilliermond aurait pu reconnaître simplement que nos résultats avaient modifié complètement l'idée que l'on se faisait alors de la nature et de l'évolution des vacuoles et de « leur rôle » aurait-il pu ajouter. Il aurait dû éviter, par contre, d'écrire que nos recherches sur les vacuoles avaient été suggérées par son observation sur la manière dont l'anthocyane est formée sur les bords des feuilles vivantes du Rosier.

Notre première note de 1916 sur le système vacuolaire de l'*Himantidium pectinale*, déjà si complète, n'avait, en effet, rien à voir avec le Rosier et pour ce qui est des aspects filamenteux initiaux, ils ont été vus d'abord chez les Mucorinées, ainsi que nous l'avons noté précédemment à dessein.

Remarquons simplement qu'il est assez rare que ceux dont on rectifie les erreurs réclament ensuite, le bénéfice

1. Guilliermond, The recent development of our idea of the vacuome of Plant cells (*American Journal of Botany*, v. XVI. January, 1929, n° 1, p. 2).

ou le mérite de la découverte. Relevons encore ce passage dans l'article en question :

Dangeard (1918-1919) then termed the whole system of vacuoles in any given cell, at any stage, the vacuome. Misled by the similarity of patterns displayed by the young vacuoles with these mitochondria, he suggested that what were described as mitochrondria in animal cells were nothing but the first stages of the vacuome and that metachromatin and mitochondrial substance were identical, *loc. cit.*, 4.

Nous estimons qu'une affirmation de ce genre, reproduite en 1929, après avoir été répandue à profusion et développée dans nombre de publications antérieures, n'est pas d'une parfaite correction, alors surtout qu'elle est donnée sans explication.

Cette critique fait état de l'idée que nous avons émise en 1916 d'une assimilation possible des éléments initiaux si curieux rencontrés dans les pétales de *Geranium*, au chondriome des auteurs ; mais elle ne tient aucun compte — ce qui est inadmissible — des développements qui ont suivi presque aussitôt et surtout de notre note de 1919 dans laquelle le *vacuome* est établi par nous avec ses limites actuelles.

1° Si l'on veut continuer, écrivions-nous en 1916, à considérer le chondriome comme étant constitué par des éléments vivants, il est nécessaire, plus que jamais d'apporter la preuve de cette individualité propre : il est nécessaire également de rechercher de nouvelles propriétés qui puissent permettre de le caractériser sûrement. Les formations étudiées par nous dans les pétales de *Geranium* ont tous les caractères d'un chondriome : or, si on les considère comme de véritables chondriosomes, il est impossible à notre avis de ne pas admettre *qu'ils se transforment directement en système vacuolaire ordinaire*, sans qu'on puisse même soupçonner à quel moment le système mitochondrial devient système vacuolaire.

Les cytologistes qui connaissent les difficultés d'identifier au chondriome ou de séparer de cette formation, les différents aspects de l'appareil de Golgi, ne nous reprocheront pas ces comparaisons et peut-être même les consi-

déreront-ils comme réalisant pour l'époque un progrès notable.

D'ailleurs dès l'année suivante, en 1917, en parlant du même système vacuolaire si remarquable, nous nous refusions à conclure que le chondriome de la cellule animale n'est qu'une dépendance du système vacuolaire ; de nouvelles recherches, disions-nous, sont nécessaires :

« Il vient d'être dit (1) que le système vacuolaire dans la cellule végétale se présente non seulement sous l'aspect qu'on lui connaissait, mais aussi sous la forme de sphérules, de bâtonnets, de filaments, de réseau, etc. ; tous ces éléments jouissent du même pouvoir osmotique et électif vis-à-vis des colorants vitaux ; ils brunissent ou noircissent par l'action de l'acide osmique en conservant leur forme. Les sels de chrome qui insolubilisent leur contenu constituent également de bons fixateurs ; on peut les colorer assez fréquemment en employant les méthodes d'Altmann, de Benda, de Sjowal et aussi l'hématoxyline ferrique ; la métachromatine est parfois mélangée à des substances diverses, tanins et composés phénoliques, ou imprégnée électivement d'anthocyane, ce qui rend les éléments dépendant du système vacuolaire plus ou moins visibles et d'apparence plus ou moins dense et réfringente.

Or, tous ces caractères sont ceux qui servent d'ordinaire à caractériser le chondriome de la cellule animale ; là aussi on trouve des éléments arrondis ou *mitochondries*, des bâtonnets plus ou moins longs ou *chondriocontes* et des grains en chapelet ou *chondriomites*.

Comme j'ai suivi dans la cellule végétale l'origine et l'évolution complète d'éléments semblables et leur transformation directe en vacuoles ordinaires, je devrais naturellement en induire qu'il s'agit de formations identiques et que le chondriome de la cellule animale est aussi une dépendance du système vacuolaire.

Je me garderai bien, cependant, de formuler une conclusion aussi radicale ; en effet, la cellule végétale, outre ce système vacuolaire plus ou moins complexe, renferme dans son cytoplasme, amorphe et incolore, des microsomes et des leucites colorés ou non ; ces derniers, qui sont fréquemment à contours sphériques, sont parfois allongés en courts filaments ; ce sont des éléments vivants se multipliant par bipartition comme le noyau, alors que ceux qui dépendent du système vacuolaire n'ont pas ce caractère.

Dans ce qui précède, j'ai essayé de séparer nettement, dans la cellule

1. P. A. Dangeard, Notice *sur les travaux scientifiques*. Supplément. Paris, 1917, p. 28-29.

végétale, le système vacuolaire avec ses différents aspects de l'ensemble des microsomes, des leucites et des plastes de toute nature ; il est certain que de nouvelles recherches de ce genre sur la structure des cellules animales sont nécessaires avant qu'on puisse se prononcer définitivement sur le rôle du chondriome et ses relations avec l'ergastoplasme. »

Notre note de 1919 (1) était beaucoup plus explicite et tranchait la question : elle montrait que le chondriome des auteurs, dans la cellule végétale, comprenait, outre le vacuome, d'autres formations indépendantes qui avaient *leur équivalent dans la cellule animale*, tout au moins le *sphérome*, puisque nous y comprenions *les bioblastes d'Altmann et aussi les mitochondries.*

La tentative que nous avions faite de 1916 à 1918 de limiter le nom de chondriome aux stades initiaux du système vacuolaire que nous venions de découvrir, était en somme assez naturelle : la signification du terme de chondriome prenait un sens précis.

Quand quelqu'un reconnaît la nécessité — ce qui était le cas — de démembrer en plusieurs formations indépendantes un système hétérogène ou une famille de plantes mal-comprise, il a toute liberté de conserver le nom de ce système ou de cette famille pour l'une des formations qui devient, par ses recherches personnelles, la mieux connue et la mieux caractérisée.

Il n'est pas inutile pour juger sainement de la situation qui s'offrait, de savoir comment avant nos observations, on comprenait le système du chondriome, tant du côté de la cellule végétale que du côté de la cellule animale : la confusion était à son maximum.

Dans la cellule végétale, Guilliermond avait réuni indifféremment sous le nom de chondriome, les plastes, les mitochondries et aussi précisément, en ce qui concerne le

1. P. A. Dangeard, Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome (C. R. Acad. Sc., t. 169, 1919, p. 1005).

Rosier et d'autres plantes comme le Haricot, le Noyer, le Ricin, la Pomme de terre, les premiers états du système vacuolaire.

D'autre part, l'incertitude la plus grande régnait pour ce qui était du chondriome dans la cellule animale : on y comprenait, à n'en pas douter, des éléments de nature très différente et la situation ne s'est pas complètement modifiée depuis, loin de là.

dans la 5e Edition du *Précis d'histologie de Branca* (1), qui date pourtant de 1921, voici comment sont indiqués les caractères morphologiques du chondriome. Les bioblastes d'Altmann se présentent sous forme de grains isolés de 0 μ 2 à 1 μ 6 (mitochondries, plastosomes), de chapelets de grains (chondriomites), de bâtonnets homogènes, rectilignes ou flexueux (chondriocontes, plastocontes) : certains y comprennent les appareils réticulés de Golgi et de Negri : les parties constituantes du chondriome, quelle que soit leur forme sont qualifiées de chondriosomes.

Les caractères histochimiques sont résumés ainsi : Le chondriome brunit rapidement sous l'action de l'acide osmique, surtout après l'action des agents réducteurs ; après l'action des solvants des lipoïdes, cette affinité pour l'acide osmique diminue très notablement : il est dissous par l'alcool et l'acide acétique. Il est insolubilisé par les sels de chrome. Il est formé de matières albuminoïdes (?) sur lesquelles s'accumulent des lipoïdes et les colorants des lipoïdes sont ceux qui teignent le chondriome. Enfin le vert Janus au 1/30.000 présente une remarquable élection pour les chondriosomes vivants (Laguesse).

D'autre part, on signale dans l'intestin, des mitochondries, lesquelles pendant l'absorption, grossissent, forment des boules osmiophiles, colorables par le rouge neutre sur le vivant qui, plus tard, se transforment en volumineuses vésicules.

Notre tentative de limiter le nom de chondriome aux stades initiaux du système vacuolaire qui présentaient la taille et les diverses formes attribuées aux chondriosomes qui brunissaient par l'acide osmique, qui possédaient une électivité très grande pour les colorants vitaux et autres, était donc en somme naturelle : l'opportunité de cette initiative était plus discutable.

1. Branca, *Précis d'Histologie*, 5e édition, 1921, p. 16-171.

En effet, nous nous sommes vite aperçu que la notion de chondriome, en ce qui concernait la cellule animale, était tellement enracinée avec un sens trop large et trop vague, pour qu'on pût songer, dès ce moment, à la limiter à l'une des formations comprises dans cet ensemble hétérogène. Les événements actuels nous ont donné raison puisque cette situation n'avait que peu changé en 1924 (1) et qu'elle prête toujours à confusion dans la cellule animale.

Nous abandonnons donc en 1919, *loc. cit.*, cette expression de chondriome qui nous avait servi provisoirement de 1916 à 1918, à désigner l'ensemble du système vacuolaire et nous proposons pour celui-ci le nom de *vacuome* qui lui est resté.

Dans cette première étape que nous venons de parcourir, nous avons assisté, documents en main, à un redressement significatif des opinions relatives au métabolisme cellulaire et à la nature du système vacuolaire.

La seconde étape que nous abordons, a débuté par un démembrement du chondriome intégral qui a été qualifié alors de révolutionnaire et qui cependant est un peu partout en voie d'adoption. Nous tentons de séparer tous les éléments confondus par les auteurs sous le nom de mitochondries et de chondriosomes en trois formations distinctes indépendantes : *vacuome*, *plastidome* et *sphérome*.

L'expression de *vacuome* avec les caractères qui lui étaient assignés, a été adoptée presque immédiatement par tous les histologistes qu'il s'agisse de la cellule animale ou de la cellule végétale.

L'emploi du terme *plastidome* pour désigner l'ensemble des plastes séparés nettement des mitochondries dans la cellule végétale, a rencontré tout d'abord une forte résistance, parce qu'il impliquait une dislocation du chondriome.

1. « In their fundamental aspects, evidently, the problems presented by the chondriosomes and Golgi-bodies are still in a somewhat confused state : and the same be said of the cytoplasmic granules generally » Wilson. *The Cell*, 3e édition, 1924, p. 716.

Cette dislocation étant devenue inévitable, l'expression de *plastidome* apparaît de plus en plus fréquemment dans les descriptions relatives à la cellule végétale.

Il est impossible de se prononcer actuellement sur l'existence ou l'absence de cette formation dans la cellule animale.

Quant au terme de *sphérome*, qui était, de par sa définition même, destiné à comprendre des éléments correspondants aux bioblastes d'Altmann et assimilables aux mitochondries ordinaires, sa signification a été tellement dénaturée que nous avons dû, comme on le verra plus loin, le remplacer par l'expression de *cytome* : cette formation est commune aux deux règnes.

Le chondriome, à partir de cette note de 1919, *n'existait plus pour nous : il se trouvait remplacé par des formations distinctes et indépendantes, sans aucune parenté entre elles.*

Aussi, ne sera-t-on pas surpris de l'impression plutôt désagréable que nous avons éprouvée à nombreuses reprises, en présence de passages analogues à celui-ci qui date pourtant de 1925 (1) :

« Guilliermond est donc amené à vérifier l'existence du vacuome décrit par Dangeard, mais il démontre que, contrairement à l'opinion de cet auteur, ce vacuome est indépendant du chondriome. »

D'un tel renversement des rôles qui se manifeste, sinon à chaque page, du moins à intervalles rapprochés, les exemples sont heureusement assez rares dans la science.

Cette déformation de nos idées, n'a pas manqué de faire son chemin, grâce à une publicité soigneusement entretenue. Citons ce passage d'un mémoire assez récent (2) :

1. Guilliermond et Mangenot, Revue générale des travaux de cytologie, parus de 1910 à 1925 (*Revue générale de Botanique*, t. XXXVIII, p. 38).

2. Maurice Parat, *Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme de la cellule animale*. Paris, 1928, p. 104-105.

« En l'absence de tout élément de transition entre chondriome et « vacuome », en présence d'une coloration vitale parfaitement élective de l'une des deux formations, nous nous trouvions en droit de conclure, d'accord avec Guilliermond et son école et contrairement à P. A. Dangeard et P. Dangeard *que vacuome et chondriome sont deux éléments morphologiques fondamentaux mais indépendants de toute cellule animale et végétale.* »

Cette simple citation montre un état d'esprit très curieux. En effet, il est indiscutable que cette coloration élective du vacuome, sur laquelle s'appuie Parat pour nous donner tort, a été découverte par nous et qu'il n'a fait que l'appliquer avec plus ou moins de succès à l'étude de la cellule animale.

Il est non moins prouvé que nous avons établi seul que le vacuome et les produits auxquels il donne naissance, corpuscules métachromatiques, anthocyane etc. n'ont rien à voir avec le chondriome, tel qu'il était compris par Guilliermond.

Le lecteur renseigné, se contente de sourire, mais les autres ajoutent confiance et nous donnent tort : le but est finalement atteint.

La nouvelle conception du vacuome va trouver son plein développement dans un mémoire publié par notre fils Pierre Dangeard en 1923 : nous ne saurions ici le résumer, mais il faut citer parmi les résultats les plus importants tout ce qui a trait à la transmission du vacuome d'une génération à l'autre par l'intermédiaire de l'embryon contenu dans la graine (1).

Le mémoire de Pierre Dangeard posait de façon précise, en ces termes, la question de la permanence du vacuome et on pourrait dire de son individualité :

« Le vacuome constitue un appareil autonome qui se transmet au cours des divisions cellulaires d'une génération à la suivante : *on n'as-*

1. Pierre Dangeard, Recherches de Biologie cellulaire. Evolution du système vacuolaire chez les végétaux (*Le Botaniste*, série XV, juin 1923).

siste jamais à une néoformation des vacuoles au sein d'un cytoplasme normal », *loc. cit.*, p. 238.

Cette conclusion à laquelle nous étions rallié d'avance par nos recherches antérieures, a été combattue par Guillermond qui trouve la théorie invraisemblable (1).

La réponse qui a été fournie par Pierre Dangeard (2) et qui repose sur des observations minutieuses s'appliquant aux exemples mêmes invoqués par Guilliermond, prouve que la théorie non seulement n'est pas invraisemblable, mais qu'elle repose sur des bases aussi solides que la théorie relative à la permanence des cytosomes ou mitochondries.

Alors que nos recherches et celles de Pierre Dangeard tendent à prouver que toutes les vacuoles proviennent les unes des autres par division, fragmentation ou fusion, Guilliermond soutient *loc. cit.*, une opinion contraire :

« Il n'est pas rare, écrit-il, à propos du *Penicillium glaucum*, de rencontrer dans les filaments déjà pourvus de grosses vacuoles, à côté de celles-ci, de minuscules vacuoles qui renferment un petit corpuscule métachromatique. Ces petites vacuoles paraissent se fusionner ensuite aux grosses vacuoles. Il est difficile d'expliquer la présence de ces petites vacuoles si l'on n'admet pas qu'elles résultent d'une néoformation. A moins de supposer qu'elles proviennent d'une sorte de bourgeonnement qui ne s'observe d'ailleurs en aucun cas, on est bien obligé d'admettre qu'elles se forment de *novo*. »

Nous n'ignorons pas que l'origine des petites vacuoles occupant l'extrémité des filaments d'un mycélium en voie de croissance, peut parfois paraître douteuse, mais Guilliermond se trompe évidemment, lorsqu'il refuse à une grosse vacuole, la propriété d'en bourgeonner une petite. On peut s'en convaincre facilement en consultant la belle Planche XV du mémoire de Pierre Dangeard cité plus haut et relative au *Saccharomyces cerevisiae* : on y voit la

1. Guilliermond, Observations sur l'origine des vacuoles (Vol. jub. V. Grégoire, 2e partie, *La Cellule*, vol. XXXVI, p. 6).

2. Pierre Dangeard, Sur l'origine des vacuoles (*Le Botaniste*, série XVIII, p. 245, 1927).

grosse vacuole des cellules-mères émettre, par un fin canalicule très distinct, une petite portion de son contenu dans le jeune bourgeon. Ayant été appelé à vérifier le fait, nous pouvons en garantir l'exactitude : personne ne doute de l'origine du noyau du bourgeon : elle est cependant beaucoup plus difficile à établir.

En ce qui concerne les petites vacuoles du mycélium, voici ce que nous avons vu à différentes reprises chez les *Mucor* : une grosse vacuole bourgeonne dans des conditions qui justifient parfaitement la présence de petites vacuoles plus ou moins éloignées de vacuoles plus grosses. C'est ainsi que, dans un rameau ou une extrémité de filament, une vacuole donnée peut émettre un fin prolongement parfois assez long à l'intérieur du cytoplasme : une rupture se produit et le contenu du canalicule se réunit en une petite vacuole qui se trouve ainsi située à une certaine distance de la grande à laquelle elle doit son origine : le tout se passe en quelques secondes : la rapidité du phénomène explique que l'on puisse prendre de telles petites vacuoles, comme se formant *de novo*.

Cette question de l'origine des vacuoles vient d'être reprise par Mlle Cassaigne (1) : elle pense avoir assisté à une néoformation de ces vacuoles lors de la germination des zoospores d'un *Saprolegnia* ; nous en reparlerons. D'autre part, elle confirme une observation très intéressante de Pierre Dangeard qui vient d'être rappelée. Dans une Levure qui était le *Saccharomyces pastorianus*, elle a vu la vacuole de la cellule-mère, même lorsqu'elle est très éloignée du bourgeon, envoyer *brusquement un prolongement mince et très allongé* qui s'introduit dans le bourgeon, puis se fragmente en petites vacuoles (processus décrit par Pierre Dangeard) : dans d'autres cas, elle n'a constaté aucun bourgeonnement de la vacuole de la cellule-mère

1. Mlle Cassaigne, Sur l'origine des vacuoles (C. R. Acad. sc., t. 192, 2 mars 1931).

et l'on voit simplement apparaître dans le bourgeon une petite vacuole de néoformation.

La théorie de l'autonomie du vacuome enregistre un succès appréciable de la part même de ses contradicteurs. On y reconnaît enfin l'existence d'un bourgeonnement, lequel, d'après Guilliermond, parlant du *Penicillium glaucum*, ne s'observe *en aucun cas*. L'observation de Pierre Dangeard est reconnue exacte et son importance ne saurait être sous-estimée. Quant à la naissance *de novo* qui existerait à côté de la première, où l'on voit simplement apparaître dans le bourgeon une petite vacuole de néoformation, il est prudent d'attendre avant de se prononcer, car puisque le bourgeonnement, ainsi que Mlle Cassaigne le reconnaît, est brusque, on peut penser qu'il a pu lui échapper dans des observations dont chacun connaît les difficultés.

On aurait tort évidemment de croire que le problème de l'autonomie du vacuome est entièrement résolu. Il existe incontestablement des cas d'interprétation difficile, par exemple, lorsqu'il s'agit du vacuome condensé des algues inférieures. Nous en recontrerons d'autres au cours de ce mémoire concernant les phénomènes de sporulation chez les Saprolégniées.

Les recherches provoquées par la nouvelle conception du système vacuolaire, dont nous venons de retracer l'origine et le point de départ, se sont multipliées dans ces dernières années : on assiste à un effort intense duquel on peut attendre les plus heureux résultats.

En particulier, le vacuome dont l'étude n'était guère qu'ébauchée en histologie animale, donne lieu actuellement à un nombre considérable de travaux et de notes. On discute avec énergie pour savoir si le fameux appareil de Golgi appartient ou non à cette formation (1) : les con-

1. R. H. Bowen, Golgi apparatus and vacuome (*Anatomical Record*, vol, 35, 1927) avec bibliographie du sujet.

troverses qui s'établissent à ce sujet sont encore des plus confuses et cela n'a rien qui puisse surprendre.

En effet, nous avons l'impression que, dans les tissus animaux, la distinction entre les éléments mitochondriaux et ceux du vacuome, est fréquemment très difficile à établir. On en saisit facilement les raisons quand on se reporte au vacuome des algues inférieures où les vacuoles sont remplies d'un contenu très dense et se présentent comme des grains chromophiles dont la véritable nature n'a été reconnue que récemment (1).

Alors que la terminologie relative au nucléome est à peu près définitivement établie, celle qui concerne le vacuome n'en est encore qu'à ses débuts : on en trouve une ébauche proposée par nous dans un mémoire publié en 1926 (2).

La solution colloïdale de métachromatine contenue dans les vacuoles peut être désignée sous le nom de *chromidium* : ce *chromidium* est plus ou moins épais et mélangé en proportions variables avec les diverses substances dont la présence a été signalée depuis longtemps dans les vacuoles : tannins, anthocyane, sucres, diastases etc. etc. Ce *chromidium* est susceptible de se précipiter, sous l'action de divers fixateurs, en corpuscules métachromatiques qui se colorent en noir par l'hématoxyline ferrique, tout comme les plastes ou les cytosomes : on peut les désigner sous le nom d'*endochromidies*. Dans ces endochromidies, la métachromatine, lorsqu'elle est mélangée en quantité notable à d'autres substances comme les tannins, voit sa sensibilité à l'égard de l'hématoxyline ferrique diminuée : la teinte devient plus ou moins jaunâtre, les *endochromidies* qui se précipitent dans les vacuoles, sous l'influence des colorants vitaux, sont plus ou moins grosses ou plus ou moins nombreuses : les plus petites sont fréquemment

1. P. A. Dangeard et Pierre Dangeard, Recherches sur le vacuome des algues inférieures (C. Rendus Acad., t. 178, p. 1038, 1924).

2. P. A. Dangeard, Recherches sur les tubercules radicaux des Légumineuses (*Le Botaniste*, série, XVI, 1926, p. 21).

agitées d'un mouvement brownien. Ces *endochromidies* correspondent aux corpuscules métachromatiques des Algues et des Champignons dont l'origine avait donné lieu à tant d'erreurs : elles représentent également les grains d'aleurone des graines.

En proposant ainsi les noms de *chromidium* et d'*endochromidies* pour désigner d'une part la substance colloïdale contenue dans le vacuome et d'autre part les corpuscules chromatiques provenant d'une précipitation de cette substance, notre intention était d'éviter la création de termes nouveaux.

Sans doute l'expression de chromidies est-elle restée employée jusqu'ici d'une façon courante par les zoologistes ; mais elle s'applique à des éléments disparates. Il s'agit tantôt de corpuscules chromatiques qui proviendraient d'une extrusion de chromatine provenant du noyau,tantôt d'une fragmentation de celui-ci, ou encore de prétendus noyaux élémentaires se rencontrant chez les Bactéries et certains Protistes. La théorie chromidiale, née dans le domaine des Protozoaires, s'est étendue aux Métazoaires avec les travaux de Goldschmidt, Popop, Buchner et Schaxel.

Cowdry constate en 1924 que, sous le nom de chromidies, on a affaire à différentes substances qui ont été groupées hâtivement ensemble en raison de leur affinité générale pour les colorants basiques et leurs relations supposées avec la chromatine du noyau (1).

D'après Wilson (2) les chromidies et les mitochondries confondues jusqu'à une période récente sous le nom de microsomes, présentent entre elles une distinction théorique essentielle : les chromidies sont d'origine nucléaire et constituées par de la chromatine, pendant que les mitochondries sont considérées par la plupart des observateurs

1. Cité d'après Sharp, *Introduction to Cytology*, 2e édition, 1926, p. 235.
2. Wilson, *The Cell*, 3e édition, 1924, p. 700.

actuels comme strictement cytoplasmiques. Ce savant s'empresse d'ailleurs d'ajouter que la détermination de l'origine de ces corps n'est pas une tâche facile.

On sait que la théorie chromidiale a son point de départ en 1899, dans les observations de R. Hertwig, relatives aux *Arcella* ; ce savant décrivait la formation de noyaux secondaires aux dépens d'un réseau chromidial dont il indiquait les propriétés principales. Cette théorie a été exposée magistralement dans le premier volume des Archives f. Protistenkunde en 1902.

Cette théorie a fait son chemin non seulement en ce qui concerne les organismes inférieurs, mais elle s'est étendue aux Métazoaires avec les travaux de Schaxel et de plusieurs autres.

On voudra bien remarquer que, dès 1910 (1), nous donnions la preuve que cette théorie reposait sur une base dépourvue de toute réalité et qu'en particulier, chez les Arcelles, on ne rencontre jamais de noyaux secondaires provenant de la partie chromatique du cytoplasme considérée comme réseau chromidial.

Si Dobell, en 1913, avait connu nos recherches, il aurait peut être hésité à se faire le champion de la théorie chromidiale dans son mémoire sur les *Arachnula* (2). Selon ce savant, les noyaux vésiculeux qui existent dans le cytoplasme des individus à l'état végétatif subiraient une transformation remarquable : ils donneraient naissance à de fines granulations chromatiques très nombreuses ou chromidies au cours de l'enkystement et ces granulations évolueraient ensuite en noyaux ordinaires au moment où le contenu du kyste se fragmente en plusieurs amibes.

On peut encore se reporter à quelques-unes de nos ob-

1. P. A. Dangeard, Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs (*Le Botaniste*, série XI, p. 77-78 et p. 228-242, 1910).

2. Dobell, Observations on the Life History of *Arachnula* (*Arch. f. Protistenkunde*, XXXI).

servations pour se rendre compte de l'inexactitude non douteuse de ces conclusions.

Les Vampyrelles sont des organismes voisins des *Arachnula* : or, chez ces êtres, nous avons non seulement découvert des noyaux ordinaires, mais nous avons pu décrire en détail le mode de divion indirect, avec fuseau achromatique et chromosomes, c'est-à-dire l'équivalent d'une mitose ordinaire, telle qu'on la rencontre dans les noyaux d'organismes supérieurs(1). Ces constatations ne sont guère compatibles avec l'existence de chromidies. Nous en dirons autant d'une « *Arachnuleae* » le *Gymnophrydium hyalinum* et du *Labyrinthula Zopfii*, espèces chez lesquelles le cytoplasme renferme des noyaux ordinaires (*Loc. cit*, 1910, p. 59 et 65.

La théorie chromidiale étendue aux Métazoaires, donne prise aux mêmes critiques. On ne peut guère songer, dans ce domaine, à faire naître des noyaux aux dépens de granulations chromidiales, mais plusieurs savants pensent encore que des chromidies peuvent naître d'une extrusion de la chromatine des noyaux.

Considérant la théorie chromidiale comme un mythe et en ayant fourni les raisons, nous avons pensé que le terme de chromidies était devenu dépourvu de toute signification précise et que nous étions autorisé dans ces conditions à désigner, sous le nom d'endochromidies, les corpuscules chromatiques d'origine vacuolaire.

Ce sont en effet les éléments connus sous le nom de grains de volutine, de corpuscules métachromatiques etc. et dont on ignorait complètement l'origine avant nos recherches sur le vacuome, qui formaient la majeure partie, sinon la totalité, de ce que l'on a désigné sous le nom de chromidies chez les organismes inférieurs.

En réunissant sous le nom d'endochromidies tous ces

1. P. A. Dangeard, Etude de la karyokinèse chez la *Vampyrella vorax* (*Le Botaniste*, série VII, p. 131, 1900).

éléments, on reste donc, il semble dans la logique. Que s'il existe d'autres éléments provenant d'une extrusion de chromatine du noyau, il sera temps, lorsque la preuve en sera fournie, de chercher un vocable nouveau pour les grouper.

Les endochromidies sont caractérisées par leur origine vacuolaire et leur mode de formation : aucune confusion avec d'autres éléments cellulaires ne peut s'établir qu'à la suite d'obtervations incomplètes ou défectueuses.

Il ne peut être question d'attribuer à ces endochromidies une composition chimique toujours identique : elle varie comme celle du vacuome lui-même ; mais ces éléments montrent toujours une affinité spéciale pour les colorants vitaux dont nous avons démontré la généralité, et une tendance plus ou moins grande à se teindre par l'hématoxyline ferrique comme la chromatine des noyaux.

Comme les chromidies ont été fréquemment confondues avec les chondriosomes, on a cru pouvoir distinguer ces deux sortes d'éléments par leur constitution chimique : les chromidies seraient formées de nucléoprotéines et les chondriosomes de phospolipines. Cela est peut-être exact du point de vue théorique, mais dans la pratique, la distinction n'est le plus souvent possible qu'en suivant l'évolution de ces éléments ; la chose est facile en ce qui concerne les endochromidies du vacuome.

Quant aux prétendues chromidies provenant du noyau, on aura une idée des contradictions auxquelles leur existence donne lieu en se reportant aux traités de Wilson et de Sharp, où la question est exposée avec autorité et compétence.

Malgré nos explications, on continuera peut-être à employer ce nom de *chromidies* en liaison directe avec l'émission problématique de granulation de chromatine par le noyau. Nous ne verrions alors aucun inconvénient à remplacer les termes de *chromidium* et d'*endochromidies*, par ceux de *chromium* et de *chromies* : comme pour toute terminologie, c'est l'usage qui décidera.

Nous nous servons depuis longtemps déjà du terme de *métachromes* pour désigner les vacuoles, primordiales ou élémentaires, celles que l'on rencontre dans les jeunes spores, les cellules des méristèmes etc. : ces petites vacuoles affectent l'aspect de fins granules, de bâtonnets et même d'un réseau délicat : leur forme change avec rapidité, lorsqu'on provoque l'entrée de l'eau dans les cellules qui les contiennent.

Le comportement remarquable de ces métachromes qui s'étirent, se groupent, se fusionnent, se dissocient, n'est pas sans apporter un sérieux appui à la théorie de l'autonomie du vacuome.

Le problème de l'équivalence des éléments décrits sous un même nom ou sous des noms différents à la fois dans les cellules végétales et les cellules animales est parmi les plus difficiles à résoudre.

Examinons par exemple ce qui s'est passé pour le vacuome : voici comment Sharp s'exprime à ce sujet :

« The notable researches of P. A. and P. Dangeard (1916-1923) on the developpement of the vacuolar system in plant tissues treated with vital dyes have shown that this system is characterized by a greater definiteness of behavior than had previously been recognized and as observations ou similar tissus treated according to the methods employed by zoologists accumulate it becomes increasing difficult to avoid the conclusion that plant vacuolar substance and the Golgi material of animals are more than analogous. The determination of the nature and degree of the relationship is one of the interesting problems with which the future must deal » *loc. cit.*, p. 132, 1926.

Parmi ceux qui, en France, ont cherché à identifier l'appareil de Golgi avec le vacuome, il faut citer particulièrement Guilliermond (1) et aussi Parat (2) : mais nom-

1. Guillermond, Recherches sur l'appareil de Golgi et ses relations avec le vacuome (*Arch. d'anatomie microscopique*, t. XXIII, 1927.

2. Parat, Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme de la cellule animale. Thèse, Paris, 1928, avec bibliographie considérable sur le sujet.

breux sont ceux qui n'admettent pas cette identification.

Nous reportant simplement à des Notes qui viennent de paraître, nous constatons que l'accord est loin d'être réalisé et ne le sera pas de sitôt.

Tandis que Dornesco et Steopoe en collaboration, cherchent à prouver que vacuome et appareil de Golgi ne font qu'un dans les globules rouges des Téléostéens et les hématies des Sélaciens (1), un autre observateur S. Pilawski fournit des raison de croire que dans la sepermatogénèse chez *Phyllobius glaucus* (2) l'appareil de Golgi et le vacuome coexistent sans se confondre, confirmant ainsi les recherches de Hirschler, 1928 et de Gatenby, 1929.

Il n'est pas pour nous déplaire de voir ainsi les zoologistes s'intéresser de plus en plus au vacuome de la cellule animale, en profitant des progrès réalisés, depuis 1916 dans la connaissance du vacuome de la cellule végétale.

Le meilleur moyen d'établir une liaison certaine s'appliquant à l'ensemble des cas entre le vacuome de la cellule animale et celui de la cellule végétale, sera d'étudier avec soin cette formation chez les Protozoaires et les Protophytes. Pour ces derniers, le travail est commencé et il a déjà fourni des résultats intéressants (3). On sait maintenant que le vacuome chez les Chlamydomonadinées, les Volvocinées, les Eugléniens et de nombreuses algues inférieures présente des caractères particuliers ; il est constitué par de très petites vacuoles à contenu dense : elles sont de taille inégale et, après fixation, elles ont l'aspect de grains ou de sphères chromatiques. Cette cons-

1. Dornesco et Steopoe, C. R. Société de Biologie, t. CV, p. 288 et 446.
2. S. Pilawski, C. R. Société de Biologie, t. CV, p. 615.
3. P. A. Dangeard, Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne, 1re partie (*Le Botaniste*, série XIV, fasc. I-II, 1921, p. 83-84) et en collaboration avec Pierre Dangeard, Recherches sur le vacuome des algues inférieures (Comptes Rendus, Acad. sc., t. 178, p. 1038, mars 1924).

titution du vacuome explique comment il était resté à peu près inconnu chez nombre d'espèces (1).

Si le nucléome, avec les chromosomes de ses noyaux joue très vraisemblablement le rôle essentiel dans les phénomènes d'hérédité, celui du vacuome est lié étroitement à la circulation de cellule à cellule et à la nutrition de la plante. Cette idée se trouve déjà exprimée dans une courte note de 1916. Après avoir rappelé les remarquables observations de Pfeffer sur l'emploi du bleu de méthylène en coloration vitale, nous écrivions en 1916 (2) :

« En reprenant ces observations avec une solution faible de bleu de crésyl, qui d'ailleurs se comporte comme le bleu de méthylène, nous avons pu apporter des précisions nouvelles en ce qui concerne la rapidité de la pénétration.

Le matériel de choix pour cette étude est constitué par une Algue, le *Conferva bombycina*, qui possède, comme nous l'avons montré ailleurs, au milieu de chaque cellule, un amas de corpuscules réfringents très chromatiques. On peut se servir également d'espèces appartenant soit au genre *Spirogyra*, soit au genre *Mesocarpus*, qui possèdent dans leur grande vacuole de nombreux corpuscules tannifères également très chromatiques.

Pour établir la rapidité de pénétration du colorant dans la cellule, il suffit de plonger pendant deux secondes au plus quelques filaments de ces Algues dans la solution colorante : on lave immédiatement dans l'eau pour débarrasser les filaments de toute trace du colorant et on porte sous le microscope. Avec un peu d'habitude, cette série d'opérations n'exige pas plus de trente secondes.

Bien que l'Algue n'ait séjourné dans le colorant que deux secondes, on constate que, dans le *Conferva bombycina*, l'amas de granules central est déjà nettement coloré. Il en est de même pour quelques-uns des corpuscules tannifères des *Spirogyra* et des *Mesocarpus*.

La sensibilité de cette méthode est limitée par des difficultés matérielles qu'il sera peut-être possible de surmonter : il n'en reste pas moins cette démonstration qu'en un temps excessivement court, la plante a introduit à son intérieur une substance qu'elle a fixée de suite et accu-

1. P. A. Dangeard, Notes de vacances sur les organismes inférieurs et la question du vacuome (*Le Botaniste*, série XXI, 1929, p. 281).

2. P. A. Dangeard, Note sur la vitesse de pénétration des substances à l'intérieur des cellules végétales (*Bull. Soc. Bot. de France*, t. 63, 1916).

mulée sur certains éléments à l'exclusion d'autres, En effet; la coloration des corpuscules est beaucoup plus intense que celle du bain lui-même et, d'un autre côté, le cytoplasme traversé par le bleu de crésyl est resté complètement incolore.

Si le séjour dans le bain colorant est prolongé quelque peu, le suc vacuolaire se colore et, à l'intérieur, on observe la naissance de corpuscules métachromatiques qui prennent une teinte rouge vineux. Nous aurons l'occasion de revenir sur ce point spécial.

Dans cette courte Note, nous nous bornons à cette seule constatation. Si la plante se comporte vis-à-vis de certaines substances nutritives, comme avec le bleu de crésyl et le bleu de méthylène, ce dont il n'y a pas lieu de douter, la mise en utilisation de ces substances est *extrêmement rapide* : elle a lieu, en grande partie, par l'intermédiaire des vacuoles que nous considérons comme des vacuoles digestives au même titre que celle des Protozoaires ; la seule différence essentielle est que, chez les Protozoaires, les aliments y arrivent à l'état solide, alors que chez la plante, ils entrent à l'état liquide ou gazeux. Le cytoplasme est en contact par une surface souvent considérable avec le contenu nutritif de ces vacuoles, et nous pensons que la métachromatine que nous avons trouvée, chez de nombreux groupes d'Algues et de Champignons, à l'intérieur des vacuoles et en dissolution le plus souvent avec le suc nucléaire, joue un rôle de première importance dans les phénomènes de nutrition et d'assimilation.

En résumé, et pour orienter plus spécialement les recherches sur le rôle des vacuoles, nous dirons qu'on peut sans doute les comparer jusqu'à un certain point à de petits estomacs, au même titre que les vacuoles digestives des Protozoaires. C'est là probablement qu'agissent les sucs digestifs ; c'est là que se trouvent localisés, au moins en partie, ferments et diastases ; c'est là également que doivent s'accumuler les substances inutilisées, les déchets de la nutrition quand il en existe. »

Les cellules végétales empruntent les éléments de leur nutrition au milieu extérieur : les diverses substances qui servent d'aliment pénètrent à l'état de solutions aqueuses très étendues. La microchimie n'est pas encore en mesure de nous fournir le moyen de suivre pas à pas le cheminement de ces substances, leurs localisations, leurs transformations et leurs modes d'utilisation : mais si on suppose, ce qui paraît naturel, que ces aliments en dissolution dans l'eau, se comportent comme les colorants vitaux, nous

avons un moyen précieux d'aborder le problème de la nutrition et d'entrevoir quelques-uns de ses secrets.

Tout d'abord, on est frappé par la rapidité avec laquelle peut se faire dans certains cas analogues au précédent, l'échange entre la plante et le milieu extérieur ; mais ce qui est plus remarquable, c'est que le colorant traverse le cytoplasme sans s'y arrêter et vient s'accumuler dans la vacuole. Doit-on en conclure que, dans la nutrition de la cellule, le cytoplasme est ainsi traversé par les aliments ordinaires, sans en retenir directement aucun ? On serait fortement tenté de le croire ; mais alors notre comparaison avec les vacuoles digestives des Protozoaires se trouve pleinement justifiée : le vacuome devient le Laboratoire où s'effectuent toutes les combinaisons, toutes les réactions qui sous le nom de digestion, précèdent l'assimilation.

Si nous poursuivons cet examen, nous constatons que la circulation de la solution colorée est assurée d'une cellule à l'autre, comme si chaque vacuole était un osmomètre contenant différentes substances osmotiques ou *osmotines* : mais le phénomène se complique d'une accumulation plus ou moins considérable du colorant dans la vacuole. Il se produit ainsi des combinaisons, d'ailleurs très instables, sous l'influence de substances de nature encore mal connues : comme ces substances déterminent la fixation et l'accumulation du colorant, nous les avons désignées autrefois sous le nom d'*électivines*. Rien n'empêche que l'aliment venant du dehors s'accumule par le même procédé dans les vacuoles : ces combinaisons sont d'ailleurs très instables ; si à la solution colorée, on fait succéder de l'eau pure, elles disparaissent assez rapidement : les endochromidies n'existent plus et la vacuole, devenue incolore, a repris son aspect normal.

De ces quelques considérations, on pourrait induire que la nutrition cellulaire consiste surtout en des échanges qui s'effectuent entre le vacuome et le cytoplasme, échanges

qui assurent la nutrition de celui-ci, comme dans le cas des vacuoles nourricières des Protozoaires.

Toutefois, on se trouve en présence d'un fait assez troublant quand on examine les choses de très près. Il apparaît nettement que les échanges entre cellules peuvent aussi se faire sans l'*intermédiaire obligé du vacuome*, lorsqu'il s'agit du cytoplasme et des produits de la digestion susceptibles d'être assimilés directement.

En effet, les cellules initiales d'un point de végétation possèdent d'ordinaire un cytoplasme dense, lequel ne contient qu'un vacuome réduit à l'état de fines granulations, de métachromes. Ce n'est pas ce vacuome évidemment qui permet aux cellules initiales de conserver, malgré leurs cloisonnements répétés, un abondant cytoplasme entourant un gros noyau : il faut autre chose pour expliquer cet afflux de substances immédiatement assimilables qui aboutit dans les méristémes où d'ordinaire,le vacuome se trouve à l'état embryonnaire.

3° *Le plastidome et le cytome.*

Ces deux expressions de *plastidome* et de *cytome* ont été proposées par nous pour distinguer deux formations différentes de la cellule, évoluant parallèlement, sans jamais se confondre : elles étaient destinées à remplacer la désignation unique de chondriome, sous laquelle on les réunit encore parfois en considérant les chondriosomes comme des centres d'élaboration et de sécrétion.

La position des chondriomistes, est bien exposée avec références à l'appui, dans le grand ouvrage de Wilson, sur *La Cellule*, p. 709 et suivantes ; nous allons en extraire deux passages parmi les plus caractéristiques :

« Support is brought to this conception by the conclusion that *plastids themselves are enlarged and transformed chondriosomes.* This conclusion, first reached by Levitsky and Pensa, was later supported parti-

cularly by Guilliermond and others and still more recently by Meves and by others who have described, in a very detailed manner and in a considerable variety of objects, the transformation of the chondriosomes into plastids in the embryonic tissues and their products, p. 709 »...

« These results seem to give substantial ground for accepting the derivation of plastids from chondriosomes and indirectly lend greater probability to the hypothesis that the latter may have the powers of independant growth and division, at least in some stage of their history, p. 710. »

Les partisans du chondriome intégral pensaient donc avoir fourni la preuve que les plastides dérivaient des chondriosomes ou mitochondries.

Si plastes et mitochondries avaient eu réellement cette parenté directe, il eût été logique de les ranger sous une même appellation, quitte à les distinguer en deux séries suivant leurs fonctions : encore eût-il fallu choisir pour les désigner, d'autres termes que ceux de mitochondries actives et de mitochondries inactives, proposés par Guilliermond, et malheureusement encore trop souvent employés en France.

De toute façon, il était indiqué de conserver pour les premières le nom de plastes ou plastides, car depuis les remarquables travaux de Schimper et de ses successeurs, on connaissait bien ces éléments de la cellule végétale, lesquels se multipliant par division, jouent le rôle que l'on sait dans l'assimilation chlorophyllienne.

D'un autre côté, la désignation de mitochondries inactives pour les éléments de la seconde série, était certainement mal choisie : elle constituait la négation même de toute fonction, alors que ces éléments jouent, sans aucun doute, un rôle important dans le métabolisme cellulaire.

Bien que nous n'ayons pas été le seul à faire cette remarque, l'expression de mitochondries inactives se retrouve encore souvent dans les travaux récents.

Mais le problème qui s'est posé dès le début avec une grande acuité était d'une toute autre importance : il s'agissait de savoir si ces deux sortes d'éléments avaient effec-

tivement une commune parenté, où s'ils évoluaient parallèlement sans jamais se confondre.

Cette dernière opinion n'avait guère de partisans surtout parmi les zoologistes. Quelques rares botanistes se montraient mieux disposés à son égard et s'opposaient à l'abandon de l'expression ancienne de plastes ou plastides et à son remplacement par celle de mitochondries ou de chondriosomes : parmi eux, il faut citer principalement Rudolph, Sapehin, Mottier et nous-même.

La théorie du chondriome intégral était alors à son apogée (1) ; elle a joui auprès des histologistes, tout au moins jusqu'à 1924, d'un crédit dont on a pu constater l'importance à la lecture des passages ci-dessus de l'ouvrage de Wilson.

La difficulté était de trouver, pour trancher un débat de cette importance, des sujets favorables permettant de distinguer nettement à tous les âges de la plante, les plastides des mitochondries.

Certes, les algologues savaient pertinemment que, chez beaucoup d'Algues, comme les *Spirogyra*, les *Chlamydomonas*, etc., on pouvait suivre sans interruption la filiation des chloroplastes, en passant d'une génération à la suivante : l'autonomie des plastes ne pouvait guère être contestée : mais on ne s'embarrassait pas de l'objection, et de ces plastes, on faisait un chondriome composé.

Il s'est rencontré heureusement un exemple déjà utilisé par Sapenhin, celui de la Sélaginelle, qui permettait de constater facilement et sûrement que la série des plastes ne contractait, à aucun moment, une relation quelconque avec l'autre série : ici les cellules initiales du point de végétation ne renferment qu'un seul plaste accolé au noyau et c'est ce plaste qui est la souche unique de tous les chloroplastes de la plante (2).

1. Guilliermond, Observations vitales sur le chondriome des végétaux... (*Revue générale de Botanique*, t. XXXI, 1919, p. 172).

2. P. A. Dangeard, Plastidome, vacuome et sphérome dans *Selaginella Kraussiana* (C. R. Ac. Sc., t. 170, 1920, p. 301).

Nous avons vu précédemment que le chondriome, tel qu'il était compris au moment où notre attention a été attirée de ce côté, comprenait un ensemble d'éléments des plus hétérogènes et des plus disparates : corpuscules métachromatiques, stades filamenteux du système vacuolaire, plastes ou plastides et corpuscules chromatiques d'aspects variés. Les fonctions qu'on lui attribuait étaient par suite multiples et différentes : le chondriome était chargé, dans le métabolisme cellulaire, de produire de l'huile, des essences, des tanins, de l'amidon, des protéines et par surcroît des pigments comme l'anthocyane (Guilliermond).

Les premiers résultats de nos recherches avaient permis, en un temps très court, de retirer de cet ensemble, avec l'assentiment général, les corpuscules métachromatiques, les globules d'huile, les vacuoles primordiales avec les tanins et l'anthocyane.

Il ne restait plus guère, dans le prétendu chondriome de la cellule végétale, que les plastes et la catégorie des éléments chromatiques mis en évidence par les méthodes dites mitochondriales.

Dès 1919 (1), nous nous efforçons, comme on l'a vu, de démontrer que le démembrement du chondriome, devait être poursuivi, qu'aucune relation de parenté ou d'origine n'existait entre les plastes et les éléments chromatiques de la seconde catégorie, d'où la nécessité de caractériser les deux formations indépendantes, évoluant parallèlement sous le nom de *plastidome* et de *sphérome*, ce dernier comprenant les *microsomes*.

« Le sphérome, disions-nous dans cette Note, est constitué par l'ensemble des microsomes : ces microsomes sont de petites sphérules très réfringentes, d'aspect oléagineux et qui noircissent plus ou moins par l'acide osmique : ils correspondent pour une part aux *bioblastes* d'Altmann : ils ont été englobés aussi parfois dans le chondriome, sous le

1. P. A. Dangeard, Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome (C. R. Acad. Sc., t. 169, 1919, p. 1005).

nom de *mitochondries* et certains auteurs y voient des granulations banales ou de simples gouttes de graisse », *loc. cit.*, p. 1008-1009.

Le plastidome, dans cette même note préliminaire, avait été nettement caractérisé, tel qu'il se présente actuellement, mais la dislocation du chondriome, si bien commencée, était encore insuffisante.

En effet, à côté des corpuscules chromatiques à substratum protéique colorable à l'hématoxyline ferrique et assimilables par conséquent, sans doute possible, aux mitochondries et aussi, pour une part tout au moins, aux bioblastes d'Altmann, notre sphérome comprenait encore ces granulations banales ou ces simples gouttes de graisse dont il était question dans la définition et dont la discrimination restait incomplète.

Qu'on ne s'y trompe pas d'ailleurs ; la distinction des chondriosomes et des corpuscules osmiophiles qui est facile assez souvent, l'est beaucoup moins en certains cas, qu'il s'agisse de la cellule végétale ou de la cellule animale, lorsque ces cellules sont traitées par les méthodes dites mitochondriales : des confusions se sont produites dans le passé et elles se produiront encore dans l'avenir.

Les recherches qui ne manqueront pas de se produire en vue d'élucider chaque cas particulier, réservent encore bien des surprises aux cytologistes.

On va assister alors à un double mouvement en sens inverse.

Personnellement, nous nous efforçons, sans tarder, d'éliminer progressivement du sphérome, les corpuscules de graisse ou d'huile qui avaient pu s'y trouver partiellement compris du fait d'une concordance défectueuse entre l'aspect de la cellule fixée et celui de la cellule *vivante*. Nous limitons, en 1921, de façon non équivoque le nom de *sphérome* aux mitochondries et chondriosomes des auteurs, exception faite des plastes (1).

1. P.A. Dangeard, La structure de la cellule végétale dans ses rapports avec la théorie du chondriome (C. R. Acad. Sc., t. 173, 18 juillet 1921, p. 123).

Le sphérome comprend des éléments auxquels j'ai proposé de limiter l'ancien nom de microsomes : ces microsomes, ainsi que je l'ai décrit, possèdent un *substratum protéique* : *ils se colorent par la méthode de Regaud* et également *par l'hématoxyline ferrique après fixation au réactif de Laguesse*. Il est inconcevable qu'après les descriptions que j'en ai données à diverses reprises, on veuille en faire de simples granulations banales (1).

En réalité, ces microsomes, ainsi que je l'ai déjà suggéré, correspondent à la « seconde variété de mitochondries » que des chondriomistes impénitents continuent de ranger avec les plastes, dans le chondriome, malgré l'évidence apportée par mes recherches sur les Sélaginelles ; on peut les assimiler également aux chondriosomes de Sapehin, de Sherrer et de Mottier qui ont établi, de leur côté, la distinction qui existe entre ces éléments et les plastes, *loc. cit.*, p. 123.

Une nouvelle mise au point est fournie le 28 novembre de la même année (2) *loc. cit.*, p. 1038-1041.

Nos observations sur la structure de la cellule dans les *Iris* sont poursuivies dans le même esprit (3). Les diverses manières d'être des plastes amylifères ou oléifères sont indiquées avec précision dans les feuilles jeunes et dans les feuilles âgées, qu'il s'agisse des cellules épidermiques ou des cellules du mésophylle. D'autre part, les microsomes sont caractérisés comme structure et comme forme générale par l'hématoxyline ferrique, après fixation au liquide de Regaud ou au liquide de Laguesse. Nous les considérons, à cause de leurs propriétés chromatiques constantes, comme de véritables *chromatinosomes* : *la forme normale est celle d'une boule de billard et la seule déformation constatée est celle en court bâtonnet.*

En ce qui concerne l'huile que l'on trouve parfois dans le cytoplasme, nous reconnaissons qu'il est « délicat d'établir l'origine des globules d'huile de taille variable qui

1. Guilliermond, Sur les microsomes et les formations lipoïdes de la cellule végétale (C. R. Acad. Sc., t. 172, 1921, p. 1676).

2. P. A. Dangeard, Sur la nature du sphérome dans la cellule végétale (C. R. Acad. Sc., t. 173, 28 novembre 1921).

3. P. A. Dangeard, Recherches sur la structure de la cellule dans les *Iris* (C. R. Acad. Sc., t. 174, 26 juin 1922 et t. 175, 3 juillet 1922).

existent parfois dans le cytoplasme des feuilles adultes » et nous émettons à ce sujet plusieurs hypothèses qui n'ont rien perdu de leur actualité, semble-t-il, *loc. cit.*

Guilliermond de son côté, allant à l'encontre de la définition que nous avions fournie du sphérome, ne voulait, malgré nos protestations, comprendre dans cette formation que les granulations lipoïdes banales qui accompagnent les mitochondries ; son tort était de ne pas reconnaître, ce qui était pourtant évident, que cette catégorie d'éléments n'était entrée qu'incidemment dans notre première définition du sphérome, alors que ce nom était manifestement créé pour comprendre l'ensemble des corpuscules chromatiques analogues aux « bioblastes » d'Altmann et aux mitochondries de Benda.

Assurément, notre contradicteur avait le droit d'attribuer au mot ancien de *microsomes* la signification de granulations lipoïdes banales : il avait par contre le devoir strict de signaler que ce terme de microsome était employé par nous pour désigner des éléments chromatiques ayant un substratum protéique, se colorant par les méthodes dites mitochondriales et en particulier par la méthode de Regaud.

Guilliermond, en continuant d'écrire jusqu'à ce moment, que le sphérome de Dangeard est constitué de granulations lipoïdes banales, nous a imposé en dehors de toute règle, un parrainage très particulier. Cette attribution a d'ailleurs fait l'objet d'une telle publicité dans différents périodiques que, par une ironie des choses, notre nom sera sans doute plus souvent rappelé à cette occasion qu'à propos du vacuome.

Et cependant, en présence de cette situation tout à fait anormale, nous avions été conduit, dès 1924, à proposer le nom de *cytome* pour remplacer celui de *sphérome* dont on avait ainsi abusivement détourné la signification et les *microsomes* sont devenus les *cytosomes* (1).

1. P. A. Dangeard, La structure des Vaucheries dans ses rapports avec la terminologie nouvelle des éléments cellulaires (*La Cellule*, v. XXV, juillet

L'expression de *cytosomes* était déjà employée en histologie animale : comme elle ne s'appliquait à aucun élément bien caractérisé, nous avons pensé qu'elle devenait libre et que nous pouvions sans inconvénient, en disposer.

Le ralliement aux idées d'une dualité du chondriome en deux Séries parallèles, indépendantes à tout moment de l'évolution de la plante, ne s'est pas effectué sans résistance et lorsque cette résistance a cessé progressivement, il s'est produit ce que nous appellerons par euphémisme des « phénomènes de substitution » très curieux : ceux-ci ne sont pas négligeables et faussent le sens des résultats obtenus par les cytologistes qui ont étudié les formations cellulaires et leur rôle de 1910 à 1925.

Les travaux publiés pendant cette période en Cytologie végétale, ont été analysés assez récemment avec une certaine ampleur, mais aussi avec un caractère qui autorise une appréciation motivée ; en voici une preuve prise parmi beaucoup d'autres :

Nous lisons dans cette Revue (1), à propos des conclusions générales, qu'il existe trois théories en présence, en dehors de quelques opinions résultant d'observations superficielles ou erronées dont il n'y a pas lieu de tenir compte : *loc. cit.*, p. 60-61.

« 1° L'une admet que les plastes dérivent de la différenciation d'un certain nombre de mitochondries des cellules embryonnaires. Cette théorie, encore soutenue par Alvarado, est conforme aux faits observés dans les Phanérogames, mais elle est incompatible avec ceux retirés de l'étude des Algues, des Bryophytes et des Ptéridophytes.

« 2° La seconde admet que les plastes conservent leur individualité au cours du développement et qu'il n'y a aucune relation entre eux et les mitochondries qui s'en distinguent à la fois par leurs formes et leurs caractères microchimiques (Scherrer, Sapehin, A. Meyer, Noack). Cette

1924, p. 239). — Sur la reproduction sexuelle chez le *Marchantia polymorpha* dans ses rapports avec la structure cellulaire (C. R. Acad. Sc., t. 178, p. 267, 14 janvier 1924).

1. A Guilliermond et G. Mangenot, *Revue générale de Botanique*, t. 38-39, 1926-1927.

théorie qui trouve son appui dans les Algues et les Bryophytes, où la chlorophylle persiste à tous les stades du développement est en désaccord formel avec tous les faits mis en évidence chez les Phanérogames par de nombreuses observations concordantes.

« La dernière admet l'existence dans la cellule des Végétaux chlorophylliens de deux lignées d'organites conservant l'un et l'autre leur individualité au cours du développement, se transmettant par division et présentant tous les caractères des mitochondries ; l'une correspond aux plastes spéciaux aux Végétaux verts, l'autre est assimilable aux mitochondries que l'on rencontre dans les Champignons et les Animaux. Cette dernière opinion soutenue par Guillermond, Emberger, Mangenot et Mottier est la seule qui soit d'accord avec tous les faits : elle est absolument démontrée » *loc. cit.*, p. 60-61.

Cette dialectique ne manque ni de souplesse, ni d'habileté : elle est de nature à faire illusion à ceux qui, naturellement très nombreux, sont insuffisamment documentés sur ces problèmes de structure cellulaire. Il est donc nécessaire, du point de vue purement scientifique et moral, d'en dégager les tendances et, disons le mot, les sophismes.

Reportons-nous encore un instant au grand ouvrage de Wilson qui a donné, en 1924, ainsi que nous l'avons vu, un exposé très impartial des deux opinions principales en présence, concernant ce qu'on appelle le chondriome des végétaux.

On y voit que, dans la première théorie, la plus en faveur à cette époque, les plastides sont considérés comme des chondriosomes élargis et transformés. Cette conclusion formulée d'abord par Levitsky et Pensa, a été appuyée en particulier par Guilliermond et un certain nombre d'autres comme Meves, Forenbacher, Maximow, Cavers, Twiss, Nassonov, Emberger. La notion que les plastides dans les tissus sont souvent très petits et nombreux est depuis longtemps familière : Levitsky, Guilliermond, Meves et Twiss ont montré que dans les premiers stages, ils sont « indistinguables » des chondriosomes et que tous les stades intermédiaires ont pu être tracés entre eux « as histogenesis proceeds ».

Wilson ajoute que ces résultats apportent de fortes raisons en faveur de l'idée d'une dérivation des plastes aux dépens des chondriosomes, ce qui tend indirectement à rendre très probable l'hypothèse que ces derniers possèdent la propriété d'une croissance et d'une division indépendante, au moins dans une certaine période de leur histoire.

Tout en manifestant ainsi ses préférences pour cette théorie, Wilson ne manque pas de constater que ces conclusions concernant l'origine des plastes aux dépens de chondriosomes a été combattue, en particulier par Rudolph, Sapehin et Mottier qui admettent que les plastides, dès le début, sont distincts des chondriosomes... ; toutefois, il n'est pas contesté, ajoute-t-il, que, dans les tissus embryonnaires, les plastides les plus petits sont difficilement discernables, si possible, des chondriosomes.

La question se trouvait ainsi nettement posée.

1° *Ou bien, plastides et chondriosomes sont unis par une parenté directe, les plastes devant leur origine à des chondriosomes et alors leur ensemble doit être naturellement considéré comme faisant partie d'une seule formation.*

2° *Ou bien, plastides et chondriosomes n'ont entre eux aucune parenté ; ils sont complètement étrangers les uns aux autres à tout moment de leur existence dans une plante quelconque, alors même qu'il serait difficile ou même impossible parfois de les distinguer par les moyens dont nous disposons : plastides et chondriosomes dans ce cas doivent inévitablement être considérés comme faisant partie de deux formations distinctes.*

Il n'existe réellement en présence que ces deux théories générales et les cytologistes ont à faire un choix entre les deux, en appréciant la valeur des arguments fournis de part et d'autre et en tenant compte, s'il y a lieu, de leurs observations personnelles.

La première théorie, incontestablement, avait acquis tout d'abord la faveur générale.

Les remarquables recherches, tant sur la cellule animale que sur la cellule végétale, de savants tels qu'Altmann, Benda, Meves, Schimper, Meyer, etc., avaient permis d'envisager une hypothèse des plus attrayantes, celle d'une dérivation possible des plastides de Schimper aux dépens des mitochondries de Benda.

Le premier savant qui s'engage dans cette voie est Pensa, suivi bientôt de Lewitsky, de Guilliermond, de Forenbacher et de plusieurs autres dont les résultats, bien que reposant sur une erreur de fait, n'en ont pas moins grandement contribué à nous faire mieux connaître la cellule végétale.

La seconde théorie, celle de l'indépendance des plastides, a eu des débuts plus modestes. Nous connaissons les noms de ses premiers représentants Rudolph, Sapehin, Mottier. Nous apportions nous-même, à partir de 1916, dans cette controverse, les documents que l'on connaît, ceux qui nous apparaissaient les plus décisifs : Guillermond, tout en les discutant à sa manière, abandonnait ses anciennes positions et finissait, dans un revirement auquel nous n'étions certes pas étranger, par reconnaître que, dans la cellule végétale, il existe deux lignées d'organites conservant l'une et l'autre leur individualité au cours du développement.

Les partisans de cette seconde théorie, ceux qui avaient pris part à sa naissance et lui étaient restés fidèles, n'auraient eu qu'à se féliciter de cet acquiescement d'un savant dont personne ne conteste la grande activité et le mérite, si celui-ci, aussitôt dans la place, n'avait cherché à les en éliminer sans aucun ménagement.

Nous n'exagérons nullement et, pour en être convaincu, il suffit de se reporter à la définition que Guilliermond donne de la seconde théorie laquelle, d'après lui « *est en désaccord formel avec tous les faits mis en évidence chez les Phanérogames par de nombreuses observations concordantes* ». On ne saurait se montrer plus injuste à l'égard de savants qui

ont édifié, dans des circonstances difficiles, une théorie qui est en train de s'imposer dans toute son amplitude.

Quand on examine sans parti pris la définition donnée par Guilliermond de la première théorie, on se trouve en présence d'une autre contradiction non moins grande :

« Celle-ci admet que les plastes dérivent de la différenciation d'un certain *nombre de mitochondries des cellules embryonnaires*. Cette théorie, encore soutenue par Alvarado est *conforme aux faits observés dans les Phanérogames*, mais elle est incompatible avec ceux retirés de l'étude des Algues, des Bryophytes et des Ptéridophytes ».

Qu'est-ce à dire vraiment, si les mots ont une signification, sinon qu'un certain nombre de mitochondries sont *génératrices de plastes* et que Guilliermond est encore, comme autrefois, partisan de cette théorie en ce qui concerne les Phanérogames, puisqu'il trouve cette théorie *conforme aux faits observés dans les Phanérogames* ?

Nous voyons, dans le même temps, ce savant constituer pour lui et deux de ses élèves, une théorie personnelle qui ressemble, *comme une sœur jumelle* à celle qui proclame l'indépendance des plastes à l'égard des mitochondries.

« Cette dernière théorie, écrit Guilliermond, admet l'existence dans les Végétaux chlorophylliens de *deux lignées d'organites conservant l'un et l'autre leur individualité au cours du développement*, se transmettant par division et *présentant tous les caractères des mitochondries* ; l'une correspond aux plastes spéciaux des végétaux verts, l'autre est assimilable aux mitochondries que l'on rencontre dans les Champignons et les Animaux ».

L'existence de *deux lignées d'organites conservant l'un et l'autre leur individualité*, ne saurait correspondre qu'à une *indépendance complète entre plastes et mitochondries ou chondriosomes*. Or, c'est dans cette distinction que réside l'essence même de la seconde théorie, si durement traitée tout à l'heure.

On ne saurait prétendre, avec Guilliermond, que ces orga-

nites présentent, l'un et l'autre, *tous les caractères des mitochondries* ; autrement, selon les circonstances, ils seraient susceptibles d'évoluer dans un sens ou dans l'autre, ce qui est le principe même de la première théorie maintenant délaissée. Un leucoplaste, si pareil qu'il soit d'aspect et même de structure approchée avec un chondriosome, *possède des caractères différents* de celui-ci, puisqu'il appartient à une lignée indépendante : un œuf de Grenouille, ne produit pas un oiseau.

L'étonnant paradoxe de deux individualités, sans filiation directe, confondues en une seule, qui caractérise la position prise par Guilliermond, dans sa controverse avec nous, a pu faire illusion à de nombreux histologistes, tellement étaient prestigieuses ces expressions de chondriome, de mitochondries, de chondriocontes. Les expressions de plastes et de plastides, malgré leurs titres de noblesse, étaient reléguées dans l'armoire aux souvenirs. Il a bien fallu cependant se résigner à les en sortir, même en les camouflant du nom de « chondriocontes-plastes », pour les distinguer soi-disant des « chondriocontes-mitochondries », ce qui réalise une antinomie des mieux réussies.

Heureusement, l'opinion mieux éclairée maintenant, se prononce de plus en plus en faveur de la seconde théorie, relative à la cellule végétale, la seule qui, partant de faits indiscutables, se maintient dans le domaine d'une logique rigoureuse, ainsi que R. Bowen l'a reconnu récemment dans un Mémoire des plus remarquables (1) :

« To my own mind, the distinction which Guilliermond insist upon seems largely a matter of words. The microchemical basis upon which he so clearly relies for the proof of his duplex-chondriome theory, I have shown to be quite without any critical foundation in staining behavior. Evidently the distinction as he makes it might profitably be dropped, a conclusion to which many other workers have previously

1. R. H. Bowen, Studies on the structure of plant protoplasme II. The Plastidome and Pseudochondriome (*Zeitsch. f. Zellf. und mikr. Anatomie*, Bd. 9, I Heft, 1929).

come. Nothing can possibly be gained at present by insisting ou its retention, and there would be some advantage in unifying the point of view of all workers who hold thalt *plastidome and pseudochondriome are genetically and materially distinct* » *loc. cit.*, p. 50.

On sait dans quelles conditions nous avons lutté, pendant une quinzaine d'années, en vue d'obtenir cette séparation du chondriome intégral en deux formations distinctes : nous partageons donc entièrement la manière de voir de Bowen à ce sujet. L'opinion de ce savant a une autorité d'autant plus grande qu'ayant fourni, comme zoologiste, une contribution des plus importantes à la structure du chondriome de la cellule animale, il a voulu se rendre compte par lui-même de ce que représentait la formation du même nom dans la cellule végétale. Il a analysé dans un large esprit critique les travaux de ses devanciers, en essayant de préciser le rôle de chacun : ses nombreuses observations personnelles qui ont porté d'une part sur des extrémités de racines (*Vicia Faba*, *Pisum sativum*, *Cucurbita pepo*, etc.) et d'autre part sur les *Equisetum* (1) et les Gymnospermes (2) sont des modèles du genre, et lui donnent, dans le domaine de la Cytologie une compétence indiscutable : son impartialité inspire confiance et sympathie.

La dénomination de *plastidome* réservée à l'ensemble des plastes ne soulève aucune difficulté : il ne paraît aucunement douteux qu'elle soit acceptée des cytologistes, comme l'a été le terme de *vacuome* appliqué à un système vacuolaire, mieux connu dans sa morphologie et ses fonctions.

Mais la question est beaucoup plus délicate en ce qui concerne la seconde formation de la cellule végétale, évoluant parallèlement au *plastidome* et au *vacuome*.

La solution qui paraît la plus simple, *a priori*, serait de

1. R. Bowen, Notes on the chondriosome-like Bodies in the Cytoplasm of Equisetum (*Annals of Botany*, vol. XLIII, avril 1929, I, p. 309).

2. R. Bowen and Louise Buck, Notes on cytoplasmic structure in the Gymnosperms (*Annals of Botany*, vol. XLIV, july 1930).

réserver à cette seconde formation le nom de chondriome, en assimilant les éléments de cette formation végétale à ceux qui, dans la cellule animale, sont connus sous le terme de chondriosomes.

On ne saurait toutefois oublier que la situation actuelle, en ce qui concerne la cellule animale, n'est pas sans rappeler celle qui existait en 1916, lors de nos premières observations sur les corpuscules métachromatiques et le vacuome : elle est même plus compliquée par suite de la différence des tissus.

Il est incontestable que, sous le nom de chondriosomes ou autres appellations, les cytologistes comprennent dans le chondriome de la cellule animale, une foule d'éléments disparates qui n'ont parfois entre eux aucun degré de parenté et remplissent des fonctions totalement différentes.

Les zoologistes sont actuellement loin d'être fixés sur la possibilité d'un dualisme du chondriome animal et Parat a décrit tout récemment dans les tissus animaux des « mitochondries actives » et des « mitochondries inactives » : il faudrait alors envisager l'existence à la fois de plastes et de chondriosomes dans la cellule animale.

Dans le cas d'une adoption prématurée de la première solution, on se trouverait donc inévitablement en présence de discussions d'un byzantinisme achevé : la citation suivante d'une opinion ancienne de Guilliermond et modifiée depuis par son auteur permet de se rendre compte de ce qu'il adviendrait fatalement (1).

« On voit donc qu'il n'y a pas de critérium qui permette d'assimiler avec Mottier les mitochondries inactives plutôt que les plastes aux formations connues dans la cellule animale sous le nom de mitochondries. Bien au contraire, les plastes, par leurs formes de longs chondriocontes ressemblent en général davantage aux mitochondries animales qu'aux mitochondries inactives », *loc. cit.*, p. 70-71.

« Mes derniers résultats sur la nature et l'évolution des plastes et les

1. Guilliermond, *Titres et travaux scientifiques*. Paris, 1921, p. 72.

théories qui s'en dégagent sont trop récents, écrivait alors ce savant, pour avoir reçu la consécration du monde scientifique. Je dois faire remarquer toutefois que l'opinion des zoologistes a une grande importance, car c'est à eux qu'est due la connaissance des mitochondries. *Or, il est intéressant de constater que tous les zoologistes qui ont abordé l'étude de la cellule végétale n'ont eu aucune hésitation à identifier les plastes des Végétaux aux mitochondries animales et parmi eux, l'opinion de Meves qui a le plus contribué à l'étude des mitochondries fait autorité* », *loc. cit.*, p. 72.

En attendant qu'une délimitation nette soit effectuée entre les éléments divers du chondriome animal, nous avons cru sage de prendre une position d'attente et d'éviter des assimilations trop hâtives. Nous avons proposé il y a longtemps déjà le nom de *cytome* pour la seconde formation de la cellule végétale qui évolue à côté du *plastidome*, et le terme de *cytosomes* pour les éléments qui la constituent.

Bowen a obéi récemment à une préoccupation identique à la nôtre, en créant le nom de *pseudochondriome* pour cette seconde formation de la cellule végétale : voici, en effet, ce qu'il a écrit (1) :

« But which of these two catégories, if either, represents the animal chondriome ? Or are they both chondriome, in spite of obvious différence in chemistry morphology and function ? In my opinion, no definite answer can yet be given to the question », *loc. cit.*, p. 50 du tirage à part.

L'expression de *plastidome* réservée à l'ensemble des plastes, ne soulève aucune difficulté : il ne paraît pas douteux qu'elle soit acceptée généralement les cytologistes. En ce qui concerne la seconde formation, les cytologistes ont le choix entre les noms de *cytome* et celui de *pseudochondriome* : le terme de *cytome* a pour lui un droit de priorité certain ; mais cela ne suffit pas toujours à entraîner le succès.

1. Bowen, Studies on the structure of plant protoplasma. II The Plastidome and Pseudochondriome (*Zeitsch. f. Zellf. und mik. Anat.*, Bd. 9, 1929).

4º *L'Ergastome.*

Il semble que l'on n'a pas apporté jusqu'ici une attention suffisante à une formation d'un caractère très général dans la cellule et qui est représentée par des corpuscules que l'on a désignés sous le nom de corpuscules oléagineux, de grains osmiophiles ou simplement de globules d'huile. Ces corpuscules n'ont pas nécessairement et toujours une constitution absolument identique : si parfois, ils sont formés d'huile plus ou moins liquide, de graisse, ou d'autres lipides, il paraît certain que parfois, la substance oléagineuse est mélangée, en proportion variable à des protides, ce qui rend alors assez difficile leur distinction d'avec les cytosomes ordinaires.

Qu'il s'agisse de l'examen de la cellule vivante ou de l'étude de cette cellule avec les méthodes dites mitochondriales, on ne saurait toujours s'appuyer sur les mêmes caractères pour faire cette distinction.

En ce qui concerne la cellule vivante, nous citerons l'exemple des Vauchéries (1). Alors que chez les Champignons, les globules oléagineux se distinguent des cytosomes facilement par leur plus forte réfringence et leur circulation intense le long des trabécules cytoplasmiques, il n'en est plus de même chez les Vauchéries : ici, en effet, les cytosomes ont une réfringence sensiblement égale à celle des gouttelettes d'huile et tandis que ces dernières ne sont que peu déplacées par les courants, les cytosomes, par contre, ont une *circulation extrêmement active* : de plus, *ils se colorent par les colorants vitaux*, comme s'il s'agissait de petites vacuoles.

Pour ce qui est de l'emploi des méthodes mitochondriales et de leurs résultats, voici ce que nous pouvons dire également. Il est rare que la confusion puisse se produire

1. P. A. Dangeard, La structure des Vaucheries dans ses rapports avec la terminologie nouvelle des éléments cellulaires (*La Cellule*, vol. XXXV).

dans les cellules jeunes, car les corpuscules oléagineux y sont souvent absents ou ne s'y trouvent qu'avec des dimensions excessivement réduites, tandis qu'il en est autrement à l'intérieur des cellules plus âgées. Dans ces dernières et surtout avec les fixateurs qui renferment de l'acide osmique, les éléments oléagineux, déjà brunis par l'acide osmique, et retenant d'autre part plus ou moins l'hématoxyline, sont facilement confondus avec les cytosomes.

Cette confusion n'est pas la seule qui puisse se produire : c'est ainsi que l'on a considéré jusqu'ici le gros corpuscule réfringent qui se trouve au milieu des oospores centriques chez les Saprolégniées et les Péronosporées, comme un gros globule d'huile formé par la fusion des corpuscules oléagineux ordinaires ; en réalité, il provient du vacuome deshydraté, ainsi que nous le verrons, alors que les corpuscules oléagineux se transmettent, sans trop de changements, au filament germinatif.

Certaines méthodes dites mitochondriales peuvent donner lieu facilement aussi à des erreurs, surtout celles qui comportent l'emploi d'acide osmique comme fixateur : cytosomes et liposomes sont alors parfois colorés en noir presque indifféremment. Les liposomes sont même susceptibles de retenir certains colorants. Nous en citerons un exemple pris chez un *Saprolegnia* ; l'échantillon fixé pendant 5 minutes par le fixateur Laguesse, est lavé 5 minutes ; on le place ensuite quelques minutes dans la solution de sulfalizarinate de soude : on le colore finalement dans la solution de cristal violet que l'on chauffe. Ces diverses opérations sont suivies d'un passage rapide dans une solution aqueuse d'acide acétique très faible et d'un lavage à l'alcool : l'examen se fait dans la glycérine : c'est la méthode Benda rapide et simplifiée. Si la préparation est bien réussie, les cytosomes sont colorés en bleu et les liposomes ont une belle teinte rouge.

Cette affinité des corpuscules oléagineux pour un colorant n'avait d'ailleurs pas lieu de nous surprendre, car

dès le début de nos observations sur le vacuome, nous avions observé dans l'*Himantidium pectinale*, qu'au moment où les cellules vont entrer en dégénérescence, elles abandonnent fréquemment le pigment de leurs chromatophores qui s'accumule alors dans les grosses gouttes d'huile qui sont au voisinage.

Les simples observations qui précèdent, montrent suffisamment que, s'il est de nombreux cas où la distinction entre cytosomes et corpuscules oléagineux est facile, il en est d'autres où on peut rester assez perplexe lorsqu'il s'agit de les séparer nettement.

On pourra cependant être guidé jusqu'à un certain point par les considérations suivantes : alors que vraisemblablement, les cytosomes sont des éléments permanents de la cellule, se multipliant par division, et augmentant de volume isolément, les corpuscules oléagineux naissent *de novo* dans le cytoplasme. On les voit apparaître sous l'aspect de petits points brillants ; lorsque ceux-ci ont acquis un certain volume, ils peuvent fusionner entre eux et donner lieu à des sphères de toutes grosseurs. Au point de vue morphologique, il existe aussi une différence qui paraît assez générale ; tandis que les cytosomes sont susceptibles de prendre, à partir de la sphère, des formes et des aspects très variés, les corpuscules oléagineux conservent soit avant, soit après leurs fusions, un contour sphérique.

L'intérêt d'une étude approfondie des éléments osmiophiles étant incontestable, nous avons pensé qu'il serait utile de souligner cet intérêt par la création d'une désignation spéciale.

Sur le choix de cette désignation, on peut hésiter : nous avions pensé d'abord à celle d'*adipome* qui s'explique d'elle-même ; finalement, nous avons choisi le nom d'*ergastome* qui est susceptible de prendre dans l'avenir un sens plus général.

L'*ergastome*, comme nous le comprenons actuellement, ne doit réunir strictement que des éléments de nature

oléagineuse *existant dans le cytoplasme* et *formés de novo à son intérieur.* Il faut en exclure les petites gouttelettes d'huile que l'on trouve dans les plastes de certaines plantes, en particulier chez les *Iris*, ou encore les corpuscules osmiophiles que l'on rencontre parfois dans le vacuome.

On doit cependant se demander, si la production des essences, ne devra pas rentrer dans l'*ergastome*, car il reste encore quelque doute sur le lieu de production de ces substances ; les recherches les plus récentes tendent cependant à prouver qu'elles apparaissent, comme l'huile, au sein du cytoplasme (1).

Bornons-nous pour l'instant à dire que l'*ergastome* est une formation de la cellule qui comprend l'ensemble des corpuscules oléagineux ou corpuscules osmiophiles formés dans le cytoplasme ; l'étude de leur manière d'être et de leur répartition chez les plantes, est loin d'être suffisamment connue : il en est de même de leurs transformations et de leur utilisation. Avec les progrès de la microchimie, on arrivera à reconnaître entre tous ces éléments des différences de constitution chimique, et une terminologie plus complète s'établira, comme pour les plastes.

Mais, tout en ménageant ainsi la possibilité, si elle se faisait sentir, de comprendre dans l'*ergastome* des éléments quelque peu différents des corpuscules oléagineux ou corpuscules osmiophiles, les *liposomes* devront en rester la partie essentielle et caractéristique (2).

La question de la transmission des principales formations cellulaires d'une génération à la suivante, sans interruption, c'est-à-dire en écartant la possibilité d'une naissance de *novo* aux dépens du cytoplasme, intéresse au plus haut point la génétique : elle est loin d'être entièrement résolue.

1. Pierre Gavaudan, Recherches sur la cellule des Hépatiques (*Le Botaniste*, série XXII, 1930).

2. Le nom de *liposome* est dû à Fauret-Frémiet.

Examinons d'abord le *nucléome* : dans de nombreux cas, pour les noyaux, au moment des mitoses, le cytoplasme prend une part plus ou moins grande, à la constitution du fuseau achromatique ; la réorganisation des deux nouveaux noyaux n'a lieu fréquemment, semble-t-il, qu'après un mélange préalable de substance cytoplasmique et de substance nucléaire. Quant à l'individualité des chromosomes, laquelle seule importe, elle est niée par les uns, admise par les autres : mais ces derniers sont bien obligés de reconnaître que leur opinion ne repose que sur une hypothèse, car souvent, il est totalement impossible, avec nos moyens d'investigation, de relier les dernières traces des chromosomes disparaissant dans la masse nucléaire après la mitose, avec les premières indications des nouveaux chromosomes apparaissant en vue de la mitose suivante : *la continuité ne peut être prouvée.* Selon Mc Clung, le criterium de l'individualité est la continuité matérielle, mais celle-ci n'implique pas nécessairement une contiguité complète et entièrement persistante... c'est seulement lorsqu'une substance ou une chose disparaît ou est incorporée intégralement dans l'organisation d'une autre qu'elle perd son individualité (1).

De cet aperçu rapide, il résulte que, pour ce qui est des noyaux et de leurs chromosomes, il faut, si l'on est partisan de leur individualité, abandonner la signification ordinaire du mot et se résoudre à une hypothèse sur la continuité d'une substance propre ou d'éléments figurés qui nous échappent à cause de leur extrême finesse.

En ce qui concerne l'*autonomie du vacuome et sa transmission soit de cellules à cellules, soit d'une génération à la suivante*, on ne se trouve pas jusqu'ici dans l'obligation de faire au même degré ces concessions à l'hypothèse.

S'il y a bipartition cellulaire, on assiste au partage des vacuoles ; s'il s'agit d'une reproduction par bourgeonne-

1. Consulter : Sharp an *Introduction to Cytology*, 1re édition, 1921, p. 168.

ment, on constate que la petite vacuole du bourgeon provient d'une vacuole de la cellule-mère : lors de la germination d'une spore ou d'un œuf, les nouvelles vacuoles prendront naissance directement aux dépens des anciennes par simple hydratation du contenu de celles-ci, contenu qui s'est condensé et desséché pendant le stade de repos, à l'état de grains d'aleurone ou autrement. L'examen du vacuome et de son évolution ne montre à aucun moment un mélange du *chromidium* avec le cytoplasme, sauf quand la cellule meurt : *la continuité du système vacuolaire n'échappe pas le plus souvent à l'observation directe, comme lorsqu'il s'agit du nucléome* ; de cela, il n'en faudrait pas cependant conclure que le problème est résolu.

Cette comparaison entre vacuome et nucléome est surtout destinée dans notre intention à provoquer des échanges d'idées et à susciter des recherches. Il est bon que partisans et adversaires de la permanence du vacuome, s'affrontent et apportent les raisons de leur manière de voir. En ce moment, il nous paraît que l'étude de la cellule, chez les plantes, fournit des arguments très probants aux partisans de l'autonomie de cette formation et de sa continuité.

Malheureusement, on ne sait encore que peu de choses de la cellule animale en ce qui concerne ce point spécial ; c'est ce qui fait dire avec raison à Sharp :

« *Le suc cellulaire est ordinairement regardé comme de peu d'importance chez les animaux, mais si on arrive à montrer l'homologie de l'appareil de Golgi avec l'appareil vacuolaire des plantes, cette opinion aura besoin d'être revisée* (1). »

Si nous passons au *plastidome*, nous avons aussi à enregistrer certaines résistances ; l'individualité morphologique des plastes qui est admise, en général, sans contestation, a été remise en question récemment.

1. Sparp, *loc. cit.*, 2e édition, p. 142.

Randolph a suivi, sous le microscope, en 1922, les stades successifs de l'évolution des plastes dans les méristèmes des jeunes tiges de *Zea Mays* et les feuilles embryonnaires de cette même plante (1) : or, d'après ce savant, il est impossible d'établir l'histoire des proplastides avant qu'ils parviennent aux limites de la visibilité, de sorte qu'on ne peut savoir si leur continuité génétique ne se trouve pas interrompue, auquel cas, il faudrait chercher de nouvelles raisons pour expliquer leurs réapparitions régulières et leurs mêmes fonctions au cours des générations successives.

Cette question de la naissance des plastes et de leur origine dans les méristèmes et les feuilles embryonnaires, nous a beaucoup préoccupé et, cette même année 1922, nous avons exposé nos observations sur les *Iris* (2) ; depuis, nous avons étudié en grand détail, après plusieurs autres, le point de végétation de l'*Elodea Canadensis* sur le vivant ; contrairement à l'opinion de Randolph, nous n'avons pas eu confirmation que les plastes à aucun moment dépassent les limites de la visibilité.

On doit écarter aussi, comme inexacte, l'idée *ancienne* d'une différenciation des proplastides aux dépens des chondriosomes. Si la distinction est parfois difficile, comme on l'a vu précédemment, elle apparaît cependant de *très bonne heure*, grâce à la formation très précoce d'amidon qui précède l'apparition de la xanthophylle et de la chlorophylle dans ces protoplastides. Ce fait n'a pas échappé à Mottier, à Randolph ainsi qu'à d'autres auteurs ; nous en avons vérifié l'exactitude d'abord dans les *Iris* et plus tard dans le point de végétation de l'*Elodea Canadensis*.

D'une manière générale, nous considérons que, de toutes les formations cellulaires, *nucléome*, *vacuome*, *plastidome* et *cytome*, c'est le *plastidome* qui présente l'autonomie com-

1. Voir Sharp, *loc. cit.*, 2e édition, 1926, p. 110-111.

2. P. A. Dangeard, Recherches sur la structure des cellules dans les *Iris* (C. R. Ac. Sc., t. 174, juin 1922, p. 1653).

plète, la mieux démontrée jusqu'ici : viendraient ensuite dans l'ordre des probabilités le *vacuome*, le *nucléome* et en dernier lieu le *cytome*.

En effet, la continuité de l'individualité morphologique des cytosomes ou chondriosomes semble, en effet, moins certaine : c'est aussi la manière de voir d'une grand nombre d'histologistes : elle est résumée par Sharp, *loc. cit.*, 2e édition, p. 120, dans les termes suivants : « *L'opinion générale que les chondriosomes sont des produits de l'activité métabolique, plutôt que des éléments cytoplasmiques distincts, soutenue sous une forme ou sous une autre par de nombreux chercheurs, semble être bien étayée* « supported » *par de nombreuses observations sur la cellule vivante et sur la cellule fixée* ».

Comme beaucoup d'autres observateurs, nous avons décrit une bipartition de ces éléments qui se rencontrent un peu partout : leur abondance dans les oospores, les grains de pollen, le sac embryonnaire, les oosphères, etc., semblent militer en faveur d'une transmission d'une génération à l'autre. Cependant, leur taille parfois extrêmement réduite, leur absence ou leur disparition en certains cas, les différences morphologiques étendues qu'ils présentent chez certaines espèces dans une même agglomération, seraient plutôt favorables à l'idée d'éléments dus au métabolisme plus ou moins actif de la cellule : les observations devront donc être multipliées, avant que l'on puisse conclure avec quelque apparence de certitude.

L'impression à laquelle il est bien difficile d'échapper, lorsqu'on parcourt les mémoires consacrés aux éléments du chondriome, est que l'on a parfois confondu des corpuscules autonomes, avec des granulations provenant d'une précipitation du cytoplasme, sous l'influence des fixateurs.

Le problème de l'individualité morphologique et génétique des différents éléments contenus dans le cytoplasme se pose impérieusement aux cytologistes et aux biologistes. Il me paraît curieux de constater que ce problème

n'est pas sans analogie avec celui des *virus filtrants*, lesquels sont inaccessibles à l'observation directe. Cependant plusieurs d'entre eux, comme celui de la tuberculose, à certains moments de leur existence, ont une morphologie bien définie et un développement que l'on peut suivre facilement, en s'aidant du microscope.

En ce qui concerne ces virus filtrants, il est manifeste que l'élément, malgré son infinie petitesse, qui le rend invisible à nos moyens d'investigation, conserve son individualité : *On est en droit de se demander s'il en est de même des principaux constituants du cytoplasme.*

Nous aimerions savoir si cette comparaison avec les virus filtrants a été déjà faite ou si elle n'est dans la circonstance que le souvenir pour nous d'un texte ou d'une lecture.

Le Gérant : P.-A. DANGEARD.

1299. — Imp. Jouve et Cie, 15, rue Racine, Paris. — 5-1931

La Direction du *Botaniste* par suite d'échanges anciens dispose d'un certain nombre de périodiques français et étrangers, dont un plus ou moins grand nombre de volumes sont disponibles.

1° *Revue mycologique* de Roumeguère. Belle reliure, sauf pour les années 24 à 28. Collection complète. Manquent seulement n°s 106 et 111.

2° *Botanical Gazette*, 23 volumes de 1909 à 1920, Bd. 47-69. Manquent n°s 5, 49 ; n°s 3, 52 ; n°s 5, 55 ; n°s 6, 60 et 62 ; n°s 2, 68.

3° *Botanisk Tidsskrift*, 8 vol. reliés, t. 17-24 ; 4 vol. brochés, t. 26 à 29.

4° *Revue de Botanique ou Bulletin mensuel de la Société française de Botanique*. Collection allant du n° 25 au n° 156 : manquent les n°s 116 à 126.

5° *Le Monde des plantes* de H. Léveillé, 11 vol. de 1892 à 1902. La publication à partir de 103 devient : *Bull. Acad. intern. Géographie botanique*. 7 vol. de 1903 à 1908 jusqu'au n° 242.

6° *Rivista di Patologia vegetale* de Berlèse, vol. I à VI, 1892-1897. Belle reliure.

7° *Hedwigia*. Volumes 1889 à 1913. Reliure jusqu'à 1913. Manquent n°s 2 et 5, XLV ; n°s 3, XLVIII ; n° 3, LIII.

8° *Bulletin des sciences naturelles de l'Ouest*, t. I, XIII, reliés (1891-1903); 3 vol. brochés 1904-1906 : 4 vol. brochés 1909-1912 : 1913, n° 1 ; 1914, n° 3 et 4.

9° *Annales de Micographie* du Dr Miquel, vol. III-X. Manquent n° 1, III ; n° 9, VII ; n° ; IX ; n°s 10-12, X.

10° Zeitschrift f. Pflanzenkankheiten de Soraner, Bd. I, 1891.

11° *Nuovo Giornale Botanico Italiano*. Série ancienne 1888-1893, 6 volumes complets. — Nouvelle série 1894-1914. Manquent n°s 1, 2, 3, I ; n° 3-4, II ; n° 1-3, V ; VI absent ; n°s 2-4, VII ; n° 2-4, XVIII ; n° 12, XXI.

12° *Bolletino del Naturalista*, 1897-1906, XVII-XXVI. Manquent n°s 3, 7, 8, 9, XXV ; XXVIII est représenté par n°s 1-4.

Bolletino della Societa Botanica Italiana. Manquent n°s 1-6, 1898 ; n°s 1-3, 1900 ; les vol. 1901-1902, 1923, 1904 sont complets : quelques n^os^ existent pour les années 1910 et 1912.

Rivista italiana di Scienze naturali, vol. X-XVII, 1890-1897. Le n° de décembre XII manque.

13° La *Nuova Notarisia*, vol. XX-XIII, complets ; XXIV, manque avril ; XXV-XXVI, complets ; XXVII, manque octobre ; XXVIII, manque juillet ; XXIX, XXX, XXXI, XXXII, XXXIII complets.

Faire des offres à la Direction du *Botaniste*, soit pour échanger, compléter, soit pour acheter.



E. J. Butler

LE BOTANISTE

Directeur : M. P.-A. DANGEARD

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

SÉRIE XVII

FASCICULES V-VI

Décembre 1926

SOMMAIRE

1° MAURICE JEAN : Essai sur l'anatomie comparée du liber interne dans quelques familles de Dicotylédones :

2° P. A. DANGEARD et KIN CHOU TSANG : Recherches sur les formations cellulaires contenues dans le cytoplasme des Péronosporées.

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES
30 francs

Direction : 1, rue Victor-Cousin

Chèque postal : Paris 687.88

ESSAI

sur

L'Anatomie comparée du liber interne

dans quelques familles de Dicotylédones

Etude des Plantules

HISTORIQUE

Depuis qu'en 1854, Hartig (20), eût mis en évidence la présence de liber interne dans les faisceaux de « *Cucurbita Pepo* », nombreux sont les auteurs qui explorèrent cette voie nouvelle qui leur était ouverte.

Jusqu'en 1875, Hugo Mohl (24) d'abord, puis Hanstein (21), Sanio (35), Schreiber (36), Vesque (43) signalèrent la présence de formations analogues dans un grand nombre de familles : Apocynées, Asclépiadées, Chicoracées, Convolvulacées, certaines Euphorbiacées, Gentianées, Lythrariées, Convolvulacées..., etc...

Vesque dans son mémoire sur l'« Anatomie comparée de l'Ecorce » admet une triple origine du liber interne.

a) Il peut être primaire et rester en contact avec un cambium qui en augmente l'épaisseur ; Ex : *Tecoma*.

b) Il peut être primaire et s'accroître par un faux cambium de formation postérieure, ou par intercalation ; Ex : *Cestrum aurantiacum*, *Iochroma tubiflora*, *Nolana prostata*..., etc.

c) Il peut être primaire ou secondaire et ne se produire qu'une seule fois, ce qui est toujours du liber interne, ou se reproduire à des intervalles réguliers, et dans ce cas, ce sont des formations qui ont été groupées sous le nom de liber intreligneux.

En 1876, de Bary (4) qualifie de bicollatéraux, tous les faisceaux à double liber, confirmant et généralisant ainsi ce que Vesque avait l'année précédente établi pour un certain nombre de familles seulement. Ce nom de bicollatéral implique, en effet, une origine commune du liber interne et du liber externe, aux dépens du même tissu procambial.

Ce mot nouveau, avec lequel de Bary prétendait caractériser ces formations anormales, va susciter des recherches de plus en plus nombreuses. Jusqu'en 1882 le terme de bicollatéral est maintenu par trois auteurs : Weiss (44), Rutzou (34), Petersen (32), soit par l'étude de familles nouvelles, comme les Oenothéracées, soit par la révision et le complément de toutes celles qui avaient été étudiées jusqu'alors.

Petersen ne donne qu'une description rapide des faisceaux libériens internes ; systématicien avant tout, le simple caractère de présence ou d'absence lui suffit pour la classification de la famille qu'il envisage ; néanmoins, il admet que c'est par un cloisonnement de cellules de l'anneau vasculaire qui sont restées indifférenciées, en dedans des premiers vaisseaux ligneux différenciés, que se forme le liber interne ; il affirme l'existence d'un tel processus pour *Lythrum salicaria*, *Melaleuca densa* ; par contre il est indécis pour *Oenothera odorata*, n'ayant pu préciser la limite de la moelle et de l'anneau vasculaire procambial de cette plante. Il en est de même pour *Campanula latifolia*, où l'auteur se contente de montrer qu'au point de vue génétique, le liber interne se rapproche plutôt des faisceaux que de la moelle.

Enfin Weiss introduit à l'appui de cette idée un fait nouveau : la présence du liber interne dans les pétioles ; de sorte que pour lui, le liber est une trace foliaire au même titre que le faisceau normal.

Ainsi donc, l'ensemble de ces travaux semblait avoir bien établi que le liber interne était une dépendance étroite du faisceau, de par son origine procambiale et aussi parce qu'il se trouvait dans des organes où la moelle n'existe pas.

Cependant, ce ne fut pas l'opinion d'Hérail (22), dans sa thèse sur les Dicotylédones. Après avoir étudié le développement de ce liber dans un certain nombre de familles : Solanées, Cestrinées, Asclépiadées, Cucurbitacées, etc., il rejette le terme de bicollatéral. « J'ai étudié le liber interne dans toutes les familles où on l'a observé jusqu'ici, dit-il, je me suis surtout attaché au développement, et cette étude me contraint à rejeter l'expression de bicollatéral de M. de Bary qui ne me paraît guère devoir être conservée que pour une seule famille, celle des Cucurbitacées. » Il montre en effet que chez les Cucurbitacées, le liber interne provient du même procambium qui a donné naissance aux faisceaux normaux, et n'est pas séparé d'eux par du tissu conjonctif. Mais chez les Solanées, Cestrinées, Nolanées, Apocynées, Asclépiadées...,etc.,le liber interne est le plus souvent séparé des faisceaux par du tissu conjonctif, et n'a pas la même origine procambiale: il provient d'un cloisonnement de cellules médullaires ; il propose donc le nom de liber médullaire.

A cette conception nouvelle, se rallieront plus tard un certain nombre d'auteurs : mais auparavant, Lignier (29) dans son travail sur l' « Anatomie comparée des Calycanthées, Mélastomacées et des Myrtacées » essaye de concilier les deux thèses. Il met en évidence la présence de liber interne chez les Mélastomacées, et ne le considère que comme des « massifs libéro-ligneux médullaires réduits à leur tissu libérien ». Ailleurs, il croît devoir établir l'existence d'un liber primaire interne et d'un liber secondaire interne « aux dépens d'une zone cambiale peu active, entre le bois et le liber primaire interne ». Il aboutit à une conclusion identique pour les Myrtacées. De sorte qu'une même plante peut avoir un liber interne d'origine procambiale et d'origine cambiale, par un processus analogue à celui qui dans la zone externe de l'anneau vasculaire,donne bois et liber secondaires, entre bois et liber primaires; intérieurement, seul le liber prendraït naissance.

C'est ici qu'il nous faut remarquer un fait quant à la nature des études poursuivies par les auteurs : Elles ont toutes porté sur la tige et les feuilles. Cependant, Van Tieghem en 1867 avait signalé la présence de cette formation dans les grosses racines des Cucurbitacées, Aroïdées, etc., et en 1881, Gérard (14), dans sa thèse : « Recherches sur le passage de la tige à la racine » étudie des plantules de familles à faisceaux doubles. Les conclusions de ce dernier sont nettes : Il établit une dépendance étroite, absolue, entre liber interne et liber externe. Chez les Cucurbitacées, la portion libérienne extra-fasciculaire s'incline vers le bois et le recouvre latéralement ; elle s'isole ensuite et s'achemine lentement vers la face interne du faisceau. Chez les Solanées, la modalité est différente, mais la relation qui existe entre le liber interne et le liber externe, n'en est pas moins évidente.

De sorte que le caractère bicollatéral que Hérail avait combattu dans la tige en 1885, demeurait encore établi pour la racine, par le seul mémoire de Gérard.

En 1889, Lamounette (27) reprit la question : « Si les cellules médullaires, dit-il, jouissent dans la tige de la faculté d'évoluer de façon à donner du liber interne, pourquoi cette faculté cesserait-elle brusquement entre la tige et la racine, c'est-à-dire dans une région où la moelle conserve une grande activité, prouvée par l'accroissement rapide du cylindre médullaire ? » Il reprend donc l'étude du passage de la tige à la racine d'un certain nombre de plantules à liber interne, puis considérant comme indiscutables, les résultats d'Hérail, pour la tige, il se contente d'étudier le bourgeon terminal et les feuilles. Il arrive ainsi à donner au liber interne une double origine : Dans la tige et dans l'axe hypocotylé, il est médullaire ; dans les cotylédons et dans les feuilles, il se forme aux dépens des cellules parenchymateuses voisines de l'arc procambial.

J'aurai fréquemment l'occasion de revenir sur ce travail

de Lamounette, et je me borne à signaler pour l'instant, qu'avec Hérail qui a donné une origine médullaire au liber interne de la tige, il donne la même origine au liber interne de la racine.

Van Tieghem (42) en 1891, rappelle dans un article publié dans le *Journal de Botanique*, qu'il existe des formations semblables dans les racines d'un certain nombre de Dicotylédones et de Monocotylédones ; il propose différentes appellations, suivant que ce liber se rencontre dans la moelle (médullaire), dans le péricycle (péricyclique), ou dans le péridermede la feuille (péridermique). Mlle Frémont (18), la même année, étudie les Oenothéracées et conclut que les tubes criblés peuvent se former hors du liber dans trois régions différentes de la racine ; une région primaire : la moelle, une région secondaire : le bois secondaire, et une région mixte : la moelle ultérieure. Tout cela nous laisse entendre que le caractère médullaire du liber interne ne fait plus de doute pour ces auteurs.

Cependant Scott et Brebner (37) toujours dans cette même année 1891, étudient le développement du liber interne dans les racines et parviennent à des résultats tout à fait opposés à ceux d'Hérail et de Lamounette : pour eux, le caractère bicollatéral est certain.

En 1893, Flot (19) revient à la tige ; il décrit et limite une zone périmédullaire dans laquelle se différencie le tissu criblé interne, et quoique ne citant jamais le mot de bicollatéral, il semble l'admettre quand il déclare dans sa conclusion que les premiers vaisseaux ligneux sont toujours séparés de la moelle par une ou deux cellules de l'anneau formatif qui forme la zone périmédullaire.

Enfin en 1900 Baranetzky (1), dans son mémoire sur les faisceaux bicollatéraux, note avec raison que la véritable source de discordance entre les auteurs, est la difficulté qu'il y a de limiter de façon précise l'anneau vasculaire et la moelle. Il combat la théorie de Hanstein (21) sur les « cou-

ches embryonales », dans les points végétatifs des plantes : « Le principe, dit-il, est fictif et doit être abandonné ». Par ailleurs, il prouve, après Hérail, que chez les Cucurbitacées (*Bryonia alba*) le faisceau criblé interne se différencie aux dépens du faisceau desmogène ; il déclare néanmoins que les faisceaux bicollatéraux n'existent pas.

Le mémoire le plus récent, croyons-nous, est celui de Col (11) sur la course des faisceaux. L'auteur met en évidence de fréquents recouvrements du bois par le liber externe, ce qui entraîne la formation du liber interne. Nous aurons l'occasion de revenir sur cette idée.

D'autres mémoires pourraient être cités, mais les uns ou les autres ne nous apprennent guère plus que ce rapide exposé qui nous permet de grouper tous les auteurs qui ont étudié cette question en deux écoles : les uns étant partisans d'une relation étroite du tissu criblé interne avec le faisceau normal, les autres au contraire affirmant son indépendance absolue en raison même de sa formation aux dépens des cellules médullaires. Lignier essaya bien de concilier les deux thèses, mais elles n'en demeurent pas moins irréductiblement opposées. D'autre part, les conclusions plus souples de Weiss tendant à assimiler les faisceaux libériens internes à des traces foliaires, n'ont pas été retenues par les auteurs.

Nous nous efforcerons d'établir dans ce mémoire, un certain nombre de faits qui nous aideront à comprendre et peut-être à éclairer cette question.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

Tiges.

Bien que ce travail soit surtout affecté à l'étude du liber interne dans les plantules, il nous a paru utile de reprendre dans une première partie, les résultats obtenus par les auteurs, sur la tige, la feuille, la fleur.

On a vu précédemment que Hérail considère le liber interne de la tige comme provenant du cloisonnement de cellules médullaires, sauf chez les Cucurbitacées où les deux libers et le bois se différencient aux dépens du même méristème ; de sorte que pour cette famille et seulement pour elle, on doit admettre le caractère bicollatéral des faisceaux.

Il importe de remarquer que le terme de médullaire impliquant la différenciation du tissu criblé interne aux dépens de cellules qui sont toutes semblables, tant au point de vue anatomique qu'au point de vue histologique, il s'ensuit que l'on peut considérer ce tissu comme ayant des possibilités de différenciation en un point quelconque de la moelle : ainsi les faisceaux normaux en seraient nettement distincts ; il n'en est nullement ainsi, et à part la famille des Mélastomacées où de Cordemoy, dans une étude récente, a signalé la présence de faisceaux libériens dans la moelle, les nombreuses études de tiges qui ont été faites montrent toujours un liber périphérique à ce tissu, si bien que certains auteurs comme

Van Tieghem, ont proposé de l'appeler pour cette raison : liber périmédullaire.

Une méthode intéressante en ce qu'elle permet de suivre les différents stades de la différenciation du liber interne, c'est l'étude du bourgeon terminal. Elle a été faite par Lamounette, qui s'est trouvé d'accord avec Hérail parce qu'il a pu, par un procédé qu'il n'indique pas, préciser les limites du procambium du côté de la moelle. Comme nous l'avons déjà vu, Baranetzky a montré en 1900 combien cette délimitation est difficile, voire impossible ; si l'on se base sur les dimensions des cellules, on constate qu'elles vont en augmentant régulièrement de l'anneau vasculaire vers la moelle et il en est de même des méats intercloisonnaires. Cette séparation des tissus vasculaires et médullaires, pratiquement irréalisable dans les parties jeunes d'une tige, l'est encore davantage dans les parties bien différenciées ; l'aspect d'éléments cellulaires petits, groupés sur une face d'un autre élément notablement plus grand, demeure le seul critérium possible mais non certain ; car, il faut bien le dire, les auteurs qui ont étudié cette zone de cellules à dimensions intermédiaires entre celles de l'anneau vasculaire et celles de la moelle ne sont nullement d'accord : les uns rattachant cette région dite périmédullaire à la moelle elle-même, d'autres au contraire, comme Flot (19), laco nsidérant comme la partie la plus interne de l'anneau vasculaire. Et cette dernière opinion est extrêmement intéressante car elle permet de répondre d'un seul coup à toutes les objections faites à la théorie bicollatérale.

De toute façon, ce n'est pas en essayant de limiter de façon précise le tissu vasculaire du tissu médullaire qui sont deux tissus qui s'interpénètrent très intimement que l'on peut arriver à caractériser la nature du liber interne dans les tiges. Toujours par l'étude des bourgeons terminaux, c'est-à-dire dans ces régions de la tige où la différenciation des tissus n'a pas atteint son maximum, et permet de consta-

ter si ce n'est une certaine indépendance, du moins une localisation des éléments vasculaires différenciés, nous nous efforcerons de mettre en évidence les principaux stades du développement de ce liber dans les traces foliaires ; comment ces deux formations se comportent l'une vis-à-vis de l'autre ; en un mot, si liber interne et premiers éléments différenciés du faisceau, constituent un tout, ou sont indépendants.

1° *Vinca major* L.

Une coupe faite dans le deuxième entre-nœud à partir du sommet de la tige de *Vinca major*, nous montre des traces foliaires dans deux plans perpendiculaires l'un sur l'autre, la différenciation des tissus étant plus accusée dans l'un que dans l'autre.

La trace la plus jeune est constituée par deux vaisseaux de bois (fig. IV, pl. V) subissant un début de lignification. Ils sont en contact immédiat avec des grandes cellules qui en profondeur, forment des méats avec les éléments plus internes. Latéralement à ce bois en formation, on trouve deux cellules allongées, en voie de division. L'une de ces cellules est immédiatement accolée au vaisseau ; l'autre est en rapport avec les éléments polygonaux du procambium ; plus extérieurement, un certain nombre de cellules ont un cloisonnement tangentiel et représentent l'assise génératrice libéro-ligneuse en formation.

L'autre trace est plus différenciée (fig. 1). Elle présente trois vaisseaux ligneux qui sont entourés de cellules plus ou moins allongées et dont quelques-unes présentent des cloisonnements. Dans la dernière assise de cellules en contact intérieurement avec des éléments plus grands avec méats intercloisonnaires, et séparée du bois par une rangée de cellules de parenchyme, on trouve des cellules qui se divisent pour donner naissance au liber interne. Tel est le

groupe de cellules *a* dont le cloisonnement en profondeur donne du liber (*li*). Ailleurs, il semble provenir du cloisonnement d'éléments qui par leurs formes et l'absence de méats intercloisonnaires se rattachent à tout le parenchyme vasculaire qui environne la trace ligneuse foliaire.

Au-dessus de la trace foliaire, on trouve d'abord des cel-

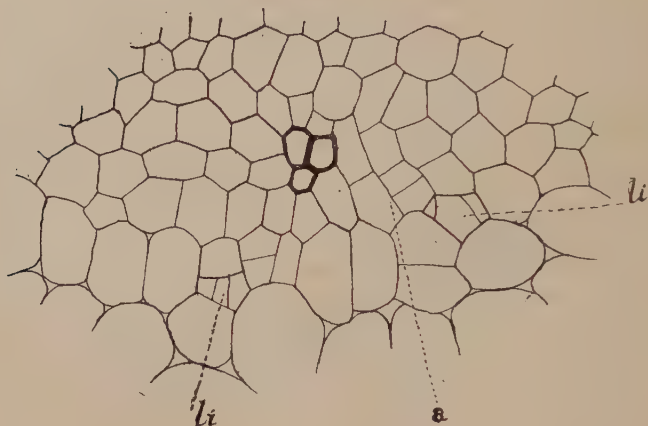


Fig. 1. — *Vinca major.* Trace foliaire montrant : *li*, liber interne différencié ; *a*, cloisonnements préliminaires.

lules de parenchyme, puis des cellules se divisant tangentiellement ; c'est l'assise génératrice secondaire, et enfin du liber externe bien développé. Cette assise génératrice est discontinue, si l'on considère l'ensemble de l'anneau vasculaire; elle est nettement distincte seulement dans les deux traces foliaires les plus différenciées. Dans la zone interfoliaire, on trouve des cellules comme *a a' a''* (fig. II*b*, pl. V), en relations très étroites avec l'anneau vasculaire, qui sont en voie de division. Ces cellules sont sans méats du côté du procambium et peuvent en présenter au contraire du côté

médullaire, comme *a a'*, ou ne pas en présenter comme *a''*. Elles doivent être considérées comme génératrices de liber interne.

Dans l'autre trace foliaire, de même âge, ce qui nous a paru intéressant, c'est l'existence d'une ou deux assises de cellules qui autour des vaisseaux ligneux présentent une division orientée très obliquement par rapport à l'assise génératrice secondaire dont elle est complètement distincte. Nous pouvons la considérer, comme étant la continuation de l'activité de cellules semblables à celles qui sont accolées au vaisseau de bois, au début même de l'individualisation des traces foliaires. Il s'est formé ainsi (et il continue à se former) du parenchyme aux dépens de ces cellules ; une des cellules les plus périphériques, en contact immédiat avec de grands éléments présentant de larges méats intercloisonnaires, se divise et forme du liber interne.

Examinons maintenant un entre-nœud inférieur. Les traces foliaires présentent une différenciation bien plus accusée. Les cloisonnements sont plus actifs, et le liber interne (fig. II*a*, pl. V) se présente sous la forme de plages séparées des vaisseaux ligneux par une seule assise de cellules. D'autres cellules comme *i'* encore en contact avec le bois sont en voie de division ; et c'est dans les éléments repoussés le plus loin du bois vers la moelle, à la suite de l'activité observée plus haut que se forme le liber interne.

L'assise génératrice libéro-ligneuse toujours plus ou moins nette dans les zones interfoliaires, est nettement distincte dans les traces foliaires où quelques vaisseaux du bois secondaire sont déjà lignifiés. Au point de vue de la différenciation du liber interne, ces régions interfoliaires n'ont pas subi une évolution sensible par rapport au stade précédent. Il y a toujours des cellules comme *a*, *a'*, *a''*, qui se cloisonnent, mais nous ne sommes pas encore en présence de liber interne caractérisé.

Une coupe faite dans l'entre-nœud inférieur est intéressante

en ce que le liber est réparti à la partie interne de tout l'anneau vasculaire au lieu d'être localisé seulement dans les traces foliaires. Celles-ci qui deviennent de plus en plus saillantes à l'intérieur de la moelle, présentent deux plages libériennes dont les rapports avec la moelle et le faisceau sont les suivants : Les deux vaisseaux de bois *v v'* (Fig. I*a*, pl. V) sont entourés par des cellules plus ou moins allongées en contact avec les îlots libériens. Elles sont sans méats et par leurs dimensions, elles se rattachent aux éléments vasculaires les plus externes. Du côté interne, ces cellules présentent des méats intercloisonnaires avec d'autres cellules plus grandes et à contours plus arrondis ; et ainsi nous passons insensiblement à la moelle. Le liber est également en contact du côté interne avec une grande cellule analogue.

Certains éléments de ce liber ont une orientation nette montrant qu'ils ont pris naissance à la suite de cloisonnements tangentiels, ayant rejeté les premiers éléments formés du côté de la moelle (*li.*). Mais des cloisonnements en tous sens peuvent également se produire ; et enfin des éléments orientés peuvent avoir leur orientation détruite par des divisions ultérieures, se produisant dans un sens quelconque.

En résumé, le parenchyme qui englobe la quasi-totalité de l'îlot libérien est le même que celui qui englobe la trace foliaire ligneuse. Les auteurs le considéraient jusqu'ici comme un tissu de séparation alors qu'il se comporte comme un tissu de liaison du liber au reste du faisceau ; et comme liber et parenchyme reposent sur des éléments notablement plus grands avec de larges méats intercloisonnaires, nous y trouvons une raison de plus pour séparer cet ensemble du tissu médullaire.

Ce parenchyme est du parenchyme vasculaire, qui, originellement, s'est présenté sous la forme de cellules accolées aux vaisseaux du bois et se sont ensuite divisées. Et c'est dans quelques-uns des éléments résultant de cette divi-

sion que le liber interne des traces foliaires s'est différencié.

Les régions interfoliaires présentent à ce stade une différenciation du liber interne très nette. Nous avons vu précédemment que l'on pouvait assimiler les cellules les plus internes de l'anneau vasculaire qui se divisent à du liber interne en formation. Nous retrouvons maintenant des cellules semblables en voie de division (pl. V, fig. I*b*) (*c. g. li.*) Mais nous en trouvons également d'autres plus différenciées et se présentant de telle sorte qu'on ne puisse les considérer que comme résultant du fonctionnement d'une assise génératrice (*a. g. li.*). On ne peut pas les rattacher au tissu secondaire car elles en sont nettement séparés par une assise de cellules polygonales sans méats intercloisonnaires, dont certains éléments sont même en voie de division. Cette assise génératrice résulterait de la division simultanée de quelques cellules comme *a a*'' (fig. II*b*, pl. V) qui au lieu d'être isolées, seraient en contact les unes avec les autres. Elle ne peut donc être comparée en aucune façon à l'assise génératrice libéro-ligneuse secondaire, beaucoup plus régulière. Mais le processus que nous venons d'observer n'est nullement uniforme ; ailleurs, en effet, nous sommes beaucoup plus indécis et ne pouvons que rattacher le liber interne à la division soit de cellules vasculaires, soit de cellules à caractères apparemment médullaires ; il est absolument impossible de rapporter ces cellules à l'un quelconque des deux tissus. Tout ce que l'on peut dire, c'est qu'en se divisant, elles donnent naissance à une assise de parenchyme qui vient doubler l'assise qui séparait déjà ces cellules des vaisseaux ligneux. Certains des éléments libériens présentent des cloisonnements tangentiels successifs ; mais les cellules ainsi formées sont ensuite l'objet de divisions se produisant en tous sens.

Enfin, au stade le plus différencié, le liber interne de tout l'anneau vasculaire se présente sous la forme de plage

isolées les unes des autres, par des grandes cellules, parfois en contact immédiat avec des vaisseaux ligneux, le plus souvent séparées d'eux par une ou deux assises de cellules du parenchyme vasculaire. Les traces foliaires sont toujours saillantes dans la moelle : le liber interne y est plus serré, plus abondant que dans les régions interfoliaires.

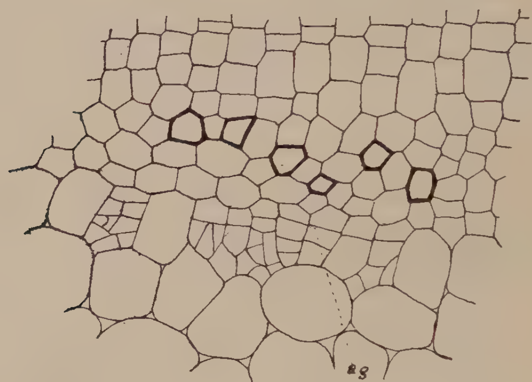


Fig. 2. — *Vinca major.* Aspect d'assise génératrice en dedans de l'anneau vasculaire ; *ag*, assise génératrice.

En résumé, si le liber interne des traces foliaires doit être rattaché comme origine, au cloisonnement des cellules en contact avec les premiers vaisseaux lignifiés, cloisonnement qui aboutit à la formation d'un parenchyme essentiellement vasculaire, dans lequel se différencient les éléments libériens, nous ne pouvons qu'être indécis quant aux zones interfoliaires. Il y a bien des cellules se divisant à la partie la plus interne de l'anneau vasculaire ; mais le développement ultérieur nous montre une double évolution de ce liber. D'un côté, il apparaît comme résultant du cloisonnement de cellules suivant un processus analogue à celui d'une

cellule génératrice de tissu secondaire comme le bois ; parfois même, il y a un aspect de véritable assise génératrice, mais il résulte de cellules comme *a*, *a'*, *a''* (fig. II*b*, pl. V) fig. 2), groupées accidentellement en quelque sorte, car l'orientation du cloisonnement dans le sens tangentiel n'est ni nécessaire, ni indispensable à la formation du liber interne ; d'un autre côté, il apparaît comme une division de cellules qui aboutirait : d'une part à la formation de parenchyme et d'autre part à du liber. Ces cellules ne peuvent être attribuées soit à l'anneau vasculaire, soit à la moelle ; mais par leur évolution ultérieure, elles tendent à se fusionner avec des éléments incontestablement vasculaires, bois secondaire et parenchyme vasculaire, et deviennent dès lors fasciculaires au même titre que le liber interne des traces foliaires.

2° *Solanum nigrum* L.

Le sommet végétatif de la tige de *Solanum nigrum* présente dans une section transversale au niveau d'un nœud, une différenciation des tissus à peine plus accentuée que dans le pétiole voisin. Nous allons étudier tout d'abord la structure vasculaire de la tige. Nous ne trouvons dans l'anneau vasculaire que deux régions opposées, où la différenciation du liber externe s'accompagne d'une différenciation ligneuse : ce sont des traces foliaires, présentant chacune du liber interne (fig. 3, I et II). L'une de ces traces (II), celle qui se trouve du côté opposé au pétiole, a une disposition de ce liber tout à fait caractéristique : il provient incontestablement du cloisonnement d'une cellule en contact immédiat avec les vaisseaux ligneux ; de cette division est résultée une cellule parenchymateuse accolée au bois et des éléments libériens. De part et d'autre de la cellule que nous venons de considérer, nous trouvons deux éléments évoluant dans

le même sens, la différenciation y étant moins accusée. L'ensemble est limité du côté interne par de grandes cellules avec méats intercloisonnaires, et du côté externe par des cellules petites, polyédriques, sans méats représentant du tissu vasculaire à l'état procambial et englobant le faisceau que nous venons d'étudier.

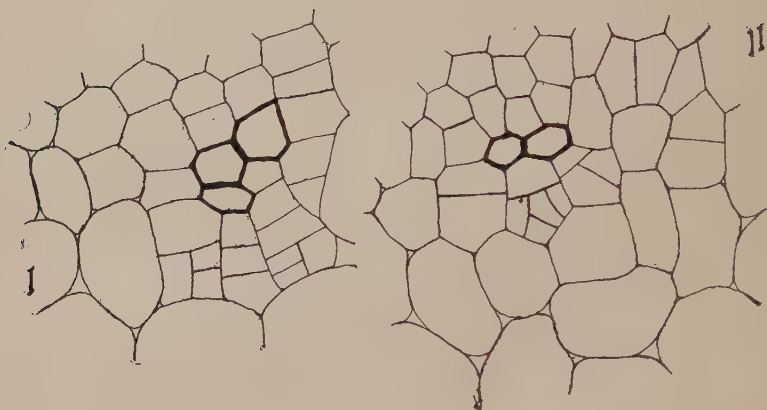


Fig. 3. — *Solanum nigrum.* I et II. Traces foliaires avec différenciations très caractéristiques du liber interne se produisant dans les deux cas, dans des éléments accolés au bois, et avec formation d'un nombre variable de cellules intermédiaires.

L'autre trace foliaire est plus différenciée ; de même qu'au stade précédent, l'assise de cellules séparant le liber interne du bois se rattache originellement à la cellule même aux dépens de laquelle se forme ce liber. La figure 3, I, montre que ces cellules ont été l'objet de cloisonnements tangentiels répétés, les plus éloignées du bois se comportent comme génératrices du liber proprement dit ; les plus rapprochées ou même celles en contact avec le bois restant à l'état parenchymateux.

La zone interfoliaire présente un anneau vasculaire à

l'état procambial où seul le liber externe est bien différencié. Les autres cellules sont toutes franchement polygonales. On y distingue cependant l'amorce d'une assise génératrice libéro-ligneuse. Intérieurement, on passe insensiblement à des éléments de plus en plus grands avec des méats de plus en plus élargis constituant la moelle. Nombre de ces cellules

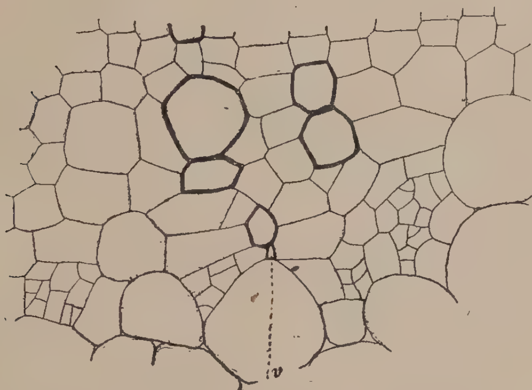


Fig. 4. — *Solanum nigrum.* Trace foliaire plus âgée avec liber interne. *v* premiers vaisseaux différenciés.

sont en voie de division, mais nous ne pouvons les considérer comme génératrices du liber interne ; car, certaines d'entre-elles sont isolées dans un ensemble incontestablement médullaire. Ces divisions s'expliquent, croyons-nous, par l'état jeune des tissus que nous envisageons ; beaucoup des cellules ainsi formées ne subissent pas d'évolution autre que celle de la cellule mère ; et pour les autres, il est possible que les plus proches de l'anneau vasculaire, — certaines sont même en contact avec le début de l'assise génératrice secondaire, — donnent plus tard du liber interne, mais rien ne nous permet de le certifier d'une manière absolue.

Dans un entre-nœud plus âgé, les traces foliaires sont plus

nombreuses et plus différenciées. Cependant les premiers vaisseaux de bois apparus sont en voie de disparition (fig. 4, *v.*) ; de part et d'autre de ces vaisseaux, on trouve des cellules allongées qui se cloisonnent ; dans l'une d'elles, le liber interne est bien différencié ; puis, séparée des vaisseaux ligneux par une ou deux assises de parenchyme, on trouve une plage libérienne en contact immédiat avec de grands éléments ; les plus petites cellules en contact ne forment pas de méats, les plus grandes en forment au contraire ; elles peuvent être assimilées à du parenchyme libérien. La figure 4 montre que ce ne sont pas seulement les cellules destinées à former du liber qui se cloisonnent ; d'autres plus externes, et situées entre deux vaisseaux de bois, se divisent également. Il convient de considérer ces cellules comme devant donner par leurs cloisonnements, le parenchyme qui plus tard séparera l'anneau vasculaire des îlots de liber interne, lorsque les traces foliaires ligneuses d'origine primaire auront disparu.

Entre les traces foliaires (fig. 5), nous trouvons le plus souvent une assise génératrice libéro-ligneuse bien distincte ; mais la même coupe montre une zone interfoliaire constituée par des petites cellules, régulièrement polygonales, avec ici et là, pénétrant dans sa masse, des cellules plus grandes à contours plus ou moins arrondis, et il n'y a aucun indice d'assise génératrice. On trouve, bien plus, à l'intérieur du liber interne ; il provient indubitablement du cloisonnement d'un élément à dimensions beaucoup plus grandes que ceux où se forme le liber externe. Nous avons déjà dit combien il est difficile de séparer ces deux tissus ; aussi, devons-nous nous borner à étudier les rapports morphologiques que la zone de cellules contenant le liber présente avec le faisceau et avec la moelle. Ce sont des cellules qui ont encore une forme polygonale ; les contours, quoique plus ou moins arrondis, ne forment pas de méats intercellulaires. Elles sont plus grandes que les cellules du tissu procambial, mais elles sont plus petites que les cellules médullaires. Nous sommes

donc toujours en présence de cette zone de tissu intermédiaire entre la moelle et les faisceaux ; cette zone dans *Solanum nigrum* paraît être plus importante que dans l'exemple précédent et cela explique la position si éloignée du liber par rapport à l'anneau procambial. Ce n'est donc pas l'étude du liber au début de sa différenciation qui peut nous inté-

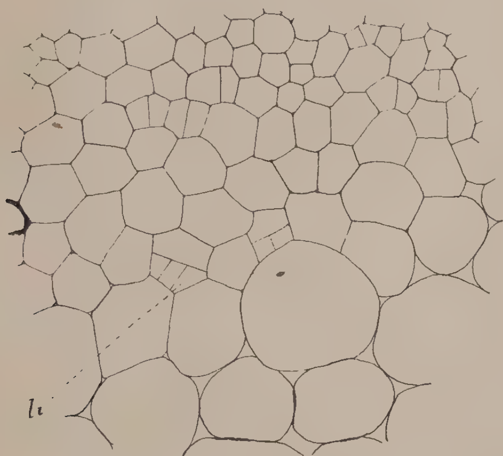


Fig. 5. — *Solanum nigrum.* Zone interfoliaire : *li*, liber interne

resser, c'est ce qu'il devient par la suite. S'il est réellement périmédullaire il n'aura aucune relation avec le faisceau ; si par contre il est fasciculaire, il se liera intimement avec l'anneau vasculaire comme dans *Vinca major* par exemple.

Il nous faut donc étudier une tige où la différenciation des tissus est plus accusée ; mais auparavant, nous pouvons conclure immédiatement quant à la nature du liber interne des traces foliaires en déclarant que son caractère fasciculaire ne fait aucun doute. D'abord différencié au contact même des vaisseaux ligneux, il s'en sépare ensuite, en formant d'abord une assise de cellules parenchymateuses à sa

limite avec le bois ; puis, la trace ligneuse s'enfonce de plus en plus vers l'intérieur du cylindre central, disparaît, tandis que des cellules du parenchyme sus-jacent se divisent et séparent le liber de l'anneau vasculaire.

Dans une tige plus âgée, l'anneau vasculaire présente une assise génératrice libéro-ligneuse continue ; mais certaines zones seulement présentent un faisceau ligneux secondaire bien différencié ; l'anneau vasculaire y est très épais, tandis qu'il est plus étroit dans les régions intermédiaires où la moelle forme par conséquent des plages de grandes cellules séparant les parties les plus internes des faisceaux ; d'une façon générale, le liber interne tend à prédominer sur le liber externe. Dans les parties épaisses de l'anneau vasculaire, le liber interne, très abondant, garde avec le faisceau les relations que nous avons déjà observées précédemment. Il fait partie d'un ensemble de petites cellules à membranes assez épaisses qui ne sont rien de moins parfois que des éléments du tissu secondaire, bien caractérisés par leur alignement dans le sens radial. Les traces des vaisseaux primaires sont encore visibles, mais seulement sous la forme de lacunes intercellulaires. Enfin, là où le bois n'est pas encore bien différencié, on trouve entre le cambium et le liber interne, d'abord une assise de grandes cellules allongées comme des cellules du cambium, et enfin des cellules plus ou moins arrondies avec des méats, et c'est dans ces dernières que l'on trouve le liber interne. En résumé, il y a à ce niveau individualisation de l'assise génératrice dans tout l'anneau vasculaire ; activité plus grande de cette assise dans certaines zones où alors le liber interne est fasciculaire ; tandis que dans les régions de moindre activité, le liber interne a plutôt le caractère périmédullaire.

A un niveau inférieur, des relations avec l'anneau vasculaire s'effectuent par des vaisseaux du bois secondaire qui apparaissent très près du liber interne ; mais cela n'a rien d'absolu, et si l'on considère la zone des cellules où l'on trouve

ce liber, son caractère périmédullaire ne fait aucun doute.

Deux sortes de considérations nous permettront de fixer autrement la nature de ce liber. D'abord, c'est sa position : il est toujours très rapproché des grandes plages ligneuses qui pénètrent profondément dans la moelle, plages qui se trouvent dans 2 plans perpendiculaires l'un sur l'autre et que nous considérons dès lors comme des traces foliaires ; d'autre part, lorsque nous arrivons près de la racine, ces îlots libériens disparaissent ; le liber interne est à ce moment étroitement localisé dans ces mêmes traces foliaires.

De ces dernières observations nous pourrions conclure que le liber interne des zones interfoliaires, se rattache à celui de la zone foliaire ; il s'en est séparé et finit en aveugle peu avant l'insertion de la tige avec la racine. Dans l'intervalle, des relations d'ordre secondaire ont pu s'effectuer avec l'anneau vasculaire : nous revenons ainsi aux conclusions que nous avons déjà faites sur le liber interne des traces foliaires elles-mêmes.

Avec des résultats si contradictoires nous sommes bien obligé d'admettre, qu'originellement le liber interne est fasciculaire ; mais dès que la plante a atteint un certain développement, il se différencie dans les régions situées entre les traces foliaires, du liber interne qu'on peut rattacher à ces traces, sans que l'on puisse donner une certitude quelconque à ce sujet.

3° *Fuchsia coccinea.*

Une coupe faite dans le sommet végétatif de *Fuchsia coccinea*, au niveau du premier nœud, montre entre les deux renflements pétiolaires, une tige où l'anneau vasculaire est encore à l'état procambial. Seules, quelques cellules à reflets nacrés et fixant plus fortement l'hématoxyline représentent

des tubes criblés externes. Par contre, les pétioles ont tous les éléments du faisceau différenciés avec du tissu secondaire en formation ; on y trouve aussi du liber interne qui est au début de son développement et est bien moins abondant que le liber externe. Ses rapports avec le faisceau et le parenchyme sus-jacent, sont très intéressants en ce qu'ils nous permettent de constater une fois de plus ce que nous avons déjà vu chez *Solanum nigrum* et *Vinca major*.

Entre les vaisseaux ligneux, et pénétrant dans le faisceau, on trouve des petits éléments polygonaux sans méats intercloisonnaires ; et aussi, des cellules allongées, en contact extérieurement avec les cellules les plus internes du tissu secondaire, et intérieurement avec de grandes cellules avec méats de plus en plus grands au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la zone foliaire ; ces éléments allongés sont en voie de division (fig. 6) ; l'un d'entre eux a été l'objet d'une division transversale, puis d'une division longitudinale dans l'une des cellules formées. L'autre élément s'est d'abord cloisonné transversalement comme le précédent ; dans la plus petite cellule formée, des cloisonnements ultérieurs donnent du liber interne. Dans la plus grande, une nouvelle division transversale a amené la formation de deux cellules de parenchyme. Il importe de remarquer immédiatement que cette grande cellule aux dépens de laquelle se sont formés les éléments que nous venons d'étudier, est en contact à la fois avec du bois primaire et avec du tissu secondaire qui n'a pas encore subi de lignification, et enfin une cellule plus petite, en contact avec deux vaisseaux primaires, présente également une division transversale. L'ensemble a l'aspect d'assise génératrice que nous avons déjà remarqué dans *Vinca major* pour la zone interfoliaire. Mais en fait ce ne sont que des cellules génératrices.

Une coupe faite à un niveau inférieur montre un anneau vasculaire avec des vaisseaux ligneux bien différenciés en deux points différents. La tige légèrement déprimée

d'un côté, indique le départ qui s'est déjà effectué plus bas, de la 4e feuille et de son bourgeon axillaire. De l'autre côté de la tige par contre, le pétiole et le bourgeon axillaire ne sont individualisés qu'au point de vue anatomique.

Dans l'une des traces foliaires, le liber interne n'est représenté que par un seul élément qui s'est différencié dans une

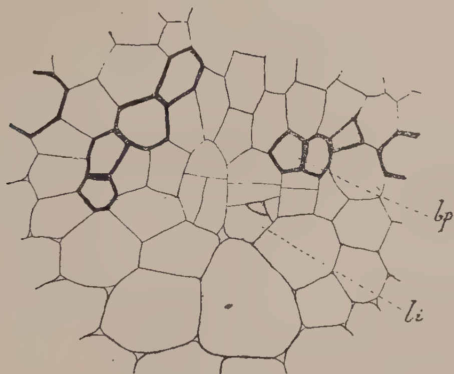


Fig. 6. — *Fuchsia coccinea.* Partie supérieure du faisceau d'un jeune pétiole, avec liber interne bien différencié ou peu différencié : *bp*, bois primaire ; *li*, liber interne.

grande cellule, en contact d'une part avec le tissu secondaire et un vaisseau de bois, et d'autre part avec une cellule qui ne diffère des autres cellules du parenchyme que par ses dimensions plus grandes et par les méats intercloisonnaires qu'elle forme avec les cellules plus internes. Quant à l'élément dans lequel s'est formé le liber interne, il est hexagonal et semble n'appartenir qu'au tissu secondaire lui-même (fig. 7, I).

L'autre trace foliaire est dépourvue de liber interne. Les vaisseaux de bois sont en contact intérieurement avec des cellules polygonales, dont l'ensemble s'insinue parfois entre

les vaisseaux, ce qui prouve une certaine relation entre les deux tissus.

Les régions interfoliaires de l'anneau vasculaire présentent encore peu de liber interne ; l'assise génératrice libéro-ligneuse n'est pas individualisée et seul le liber externe est différencié. Ça n'est que près des faisceaux doubles que

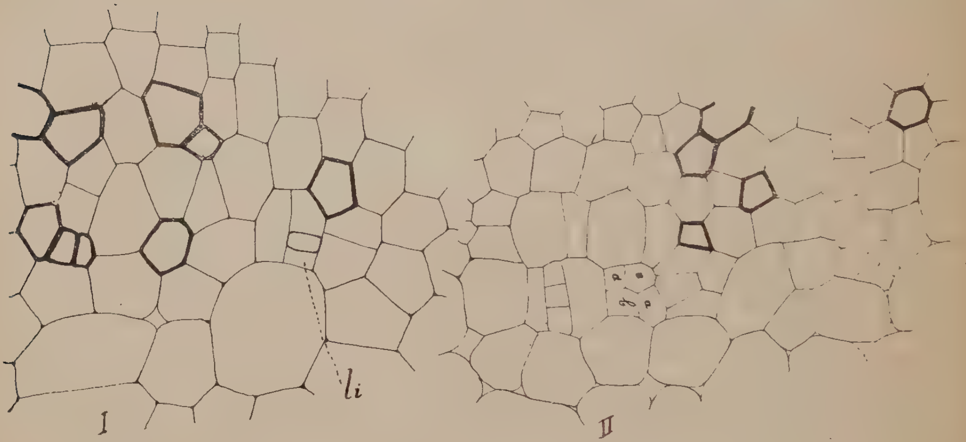


Fig. 7. — *Fuchsia coccinea*, I. Trace foliaire avec différenciation du liber interne, *li*. II, partie interne de faisceau dans bourgeon axillaire avec grand développement de tissu entre liber interne et bois.

l'on trouve du liber interne différencié dans des éléments semblables à ceux de la zone vasculaire.

Dans le bourgeon axillaire, les tissus sont déjà bien différenciés ; les faisceaux sont représentés par deux traces foliaires situées dans un même plan et présentant du liber interne ; il est séparé du bois au moins par deux cellules et contrairement à ce que nous avons constaté jusqu'ici, il se forme tantôt aux dépens de grands éléments à contours arrondis et avec méats, tantôt suivant un processus analogue à ceux que nous avons déjà indiqués : il ne se présente

alors que comme la partie la plus interne de l'anneau vasculaire (fig. 7, II). L'une des traces (celle qui est figurée) présente une disposition particulière qu'il convient de signaler; à partir du vaisseau de bois le plus interne, il y a un amas de petites cellules hexagonales orientées de telle sorte qu'elles semblent avoir pris naissance aux dépens d'une assise génératrice perpendiculaire à l'assise formant le cambium ; ce sont des petits éléments séparant la grande cellule où s'est différencié le liber interne du bois. Ceci nous entraîne à admettre que le liber interne se trouve d'autant plus éloigné du bois qu'un tissu intercalaire se développe entre eux ; nous retrouvons ainsi chez *Fuchsia*, ce que nous avons déjà vu chez *Solanum nigrum* et *Vinca major* : la position du liber interne est fonction du développement toujours possible d'un tel tissu (fig. 7, II, *a b c d*).

A un stade ultérieur, nous sommes en présence de quatre traces foliaires, bien différenciées, tandis que les régions intermédiaires présentent un tissu secondaire bien caractérisé, bien que n'ayant subi encore aucune lignification ; dans les traces foliaires, le liber interne s'est intimement lié au cambium et ne semble plus être qu'une dépendance de ce dernier ; nous retrouvons en effet à ce niveau, un aspect de cellules semblable à ce que nous avons vu au début de la différenciation du tissu conducteur de cette plante ; dans les zones interfoliaires, le liber interne se forme suivant un processus assez analogue à ce que nous avons constaté précédemment pour le bourgeon axillaire. La figure 8 montre du liber interne séparé par une assise de cellules des vaisseaux ligneux, et différencié dans des éléments dont les uns comme *l* s'apparentent par leurs dimensions aux cellules du cambium, et les autres comme *l'* proviennent du cloisonnement d'une grande cellule avec méats du côté interne ; ce cloisonnement a donné naissance aux quatre éléments *a*, *b*, *c*, *d*, et le liber commence à se différencier dans ce dernier.

En somme, si originellement nous avons vu du liber in-

terne se différenciant aux dépens d'un parenchyme incontestablement vasculaire, il semble qu'en évoluant, ce liber se comporte de manière différente, soit qu'il maintienne sa liaison avec le faisceau, soit au contraire qu'il s'en sépare. Mais nous n'avons encore étudié jusqu'ici que des tissus jeunes ; et de même que pour *Solanum nigrum*, l'étude d'une

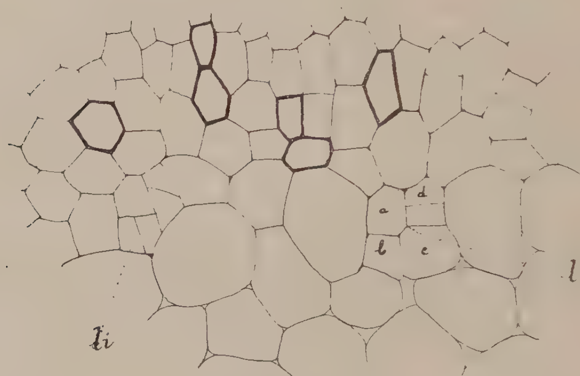


Fig. 8. — *Fuchsia coccinea.* Partie interne de l'anneau vasculaire dans une zone interfoliaire.

tige adulte de *Fuchsia* nous montrera ce qu'il advient de ce dernier caractère.

Une telle tige présente un cylindre central pourvu d'un anneau vasculaire très épais ; nous devons tout d'abord faire remarquer une certaine similitude d'aspect entre les deux libers. Le liber externe est en plages isolées les unes des autres par des grandes cellules qui se trouvent dans le prolongement d'un des rayons du tissu secondaire ; avec une disposition moins régulière, le liber interne est également sous forme d'îlots séparés par de grands éléments qui ne sont rien de moins que le rayon secondaire prolongé, ou au contraire par des grandes cellules en rapport avec la moelle,

et enfin ces deux groupes d'éléments sont assez souvent associés.

A la limite de la moelle et du bois secondaire, existe toute une zone de tissu parenchymateux avec des cellules petites et à contours plus ou moins polygonaux, tantôt orientées comme si elles résultaient du fonctionnement d'une assise génératrice, tantôt au contraire, se présentant comme si elles résultaient du cloisonnement sur place d'une seule cellule. Noyés dans ce parenchyme, se trouvent :

1° Des traces de bois primaire en voie de régression ;

2° Les grandes cellules dont il a été question plus haut ;

3° Le reste du tissu est du liber interne accompagné de parenchyme libérien. Fait très important : bien que nous soyons ici en présence d'une tige adulte, on trouve souvent du liber différencié dans une cellule accolée à la trace de bois primaire (fig. 9 *b* et *li*) et séparée du bois secondaire par une ou deux assises de cellules de parenchyme dont on ne peut dès lors contester la nature vasculaire, d'autant plus que certains des éléments de ce tissu intercalaire ne sont autre chose que les éléments les plus internes de rayons secondaires. Quand le vaisseau de bois *b* disparaîtra, il est clair que le liber apparaîtra très éloigné de l'anneau ligneux, mais ceci ne doit nullement nous le faire considérer comme médullaire d'après ce que nous venons de voir.

Ailleurs, le liber s'est différencié dans les cellules les plus internes d'un ensemble qui résulte de l'activité d'un certain nombre d'éléments ; le cloisonnement s'oriente en assise génératrice qui fonctionne de dehors en dedans, mais c'est le seul rapprochement que l'on puisse faire avec l'assise libéro-ligneuse ; nous avons observé les même faits pour *Vinca* et *Solanum nigrum*. De toute façon il y a ou cellule génératrice ou fausse assise génératrice ; cette dernière est discontinue, et son fonctionnement est irrégulier. Les premières cellules formées ne tardent pas en effet à se diviser en tous sens ; ainsi se forment : liber interne et parenchyme intercalaire,

qui constitue dès lors un tissu de liaison, car leur origine est commune.

4° *Convolvulus arvensis* L.

La différenciation du tissu secondaire est très rapide chez cette plante ; alors que la tige n'a encore que 1 mill. de dia-

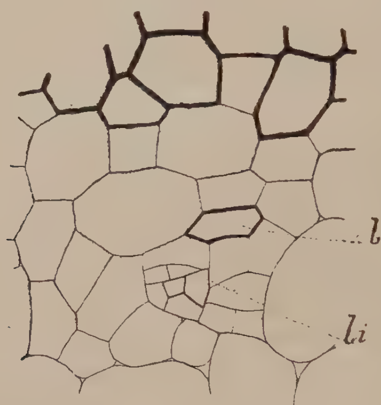
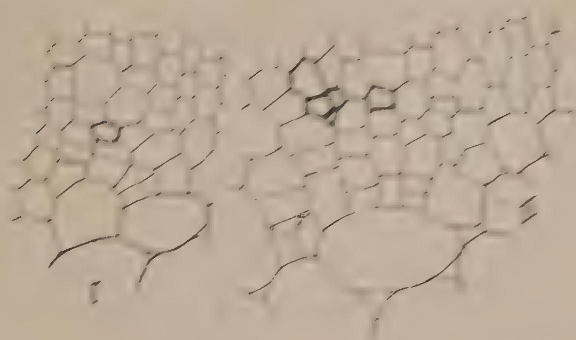


Fig. 9. — *Fuchsia coccinea.* Liber interne demeurant en contact avec du bois primaire dans une tige adulte : *b*, bois primaire ; *li*, liber interne.

mètre, l'assise génératrice libéro-ligneuse est bien individualisée et a déjà fonctionné. Le liber externe forme un anneau sous-péricyclique assez régulier ; mais le bois n'est encore représenté que par des vaisseaux du procambium au nombre de un ou de deux se trouvant dans les plans foliaires. Nous distinguons ici quatre traces foliaires perpendiculaires l'une sur l'autre, deux à deux. Les trachees primitives peuvent être séparées des grandes cellules médullaires par une ou deux assises de petites cellules, la première surtout étant formée d'éléments polygonaux absolument semblables à

rieur de l'anneau vasculaire dans sa région la plus centrale ou la plus externe ; la deuxième assise est formée d'éléments plus allongés dans le sens radial, dont certains se cloisonnent transversalement, et ils sont suivis de des cellules semblables à celles de la première assise (fig. 30, I).

Une autre trace, par contre, a une cambium séparé des grandes cellules de la moelle par des éléments de dimensions intermédiaires entre celles de l'anneau vasculaire et de la



moelle (fig. 30, II) ; ces cellules sont légèrement allongées radialement et ont aussi un cloisonnement transversal nettement distinct de celui qui au-dessus forme le tissu secondaire. Une de ces cellules séparée de la trace ligneuse, est [illegible] liber interne déjà différencié. Dans les autres parties de l'anneau vasculaire nous trouvons : liber externe, bois secondaire et intérieurement, ce dernier est en contact avec des éléments polygonaux sans méats intercellulaires et de dimensions variables.

D'une manière générale, l'anneau vasculaire présente l'aspect suivant :

1° Extérieurement, une zone de petites cellules plus ou

moins allongées radialement et fixant très bien l'hématoxyline : liber externe et parenchyme vasculaire en font partie.

2° Une zone centrale fixant moins l'hématoxyline, avec des éléments plus élargis, qui gardent leur allongement dans le sens radial : c'est le tissu secondaire en formation.

3° Une zone interne reproduisant par endroits l'aspect des cellules de la zone externe bien qu'ayant une moindre régularité dans la disposition des éléments. Cette zone fixe également très bien l'hématoxyline et c'est là que se rencontrent les traces ligneuses primaires, et les premières différenciations du liber interne.

Une coupe faite plus bas dans la tige à un niveau d'insertion de pétiole montre au point de vue du liber interne une différenciation peu différente de celle qu'on a constatée précédemment. Dans certaines traces, les vaisseaux de bois sont plus nombreux et le tissu intercalé entre le liber interne et ces vaisseaux est très actif. Le cloisonnement des éléments qui le compose simule celui du cambium, mais en est toutefois distinct ; néanmoins, je ne vais pas jusqu'à considérer comme impossible la présence dans ce tissu intercalaire d'éléments les plus internes du tissu secondaire.

La trace foliaire correspondant à l'insertion du pétiole est aussi très intéressante ; on y trouve des vaisseaux de bois dont plusieurs issus du procambium sont en voie de disparition ; ils laissent place à des cellules qui sont toutes en voie de division. On peut donc déclarer, qu'accolés à la trace ligneuse, se trouvent un certain nombre d'éléments qui se comportent comme un véritable cambium ; de là, on passe brusquement à des grandes cellules dont certaines sont très actives. Ultérieurement, il se formera du liber aux dépens de ces éléments.

A un niveau inférieur, les traces ligneuses sont plus nombreuses. Nous en distinguons cinq. La trace qui présente le plus grand nombre de vaisseaux de bois, et qui correspond à l'insertion du pétiole précédemment étudié, montre tou-

jours la même activité des éléments du tissu interne ; et c'est ici que nous constatons la présence de cellules libériennes bien différenciées, en contact intérieurement avec des grandes cellules avec lesquelles elles ne forment pas de méats.

Dans une trace plus jeune représentée par un seul vaisseau de bois primaire en voie de disparition, les cellules qui se trouvent de part et d'autre sont orientées comme pour former une assise génératrice ; une cellule en contact avec le bois est également en voie de division ; enfin, plus à l'intérieur, le liber est bien différencié. L'ensemble se présente comme résultant d'un cloisonnement partant de la trace ligneuse vers la moelle. Certaines des rangées de cellules ainsi formées se confondent avec celles du tissu secondaire, mais les autres en demeurent parfaitement distinctes. Les trois dernières traces foliaires que l'on observe à ce niveau, présentent dans l'ensemble les mêmes caractéristiques.

Il y a une chose plus importante à observer ; le tissu secondaire est bien développé, mais aucune lignification ne s'est encore produite. Latéralement à une trace ligneuse qui est noyée dans le cambium on trouve en dedans de l'anneau vasculaire des cellules qui sont orientées comme si elles appartenaient au tissu secondaire, ou plus exactement à la partie génératrice de ce tissu. Une de ces cellules est en effet cloisonnée transversalement et en contact avec des éléments tantôt plus grands, tantôt de mêmes dimensions que ceux de l'anneau vasculaire, et qui disposés sur une même ligne transversale sont également tous cloisonnés dans le même sens que la première cellule accolée au vaisseau de bois; l'ensemble rappelle une assise génératrice, fait que nous avons déjà mis en évidence pour les plantes précédemment étudiées. Ces cellules qui se divisent font partie de la troisième zone que nous avons distinguée plus haut et d'autre part elles semblent n'être autre chose que les éléments les plus internes du tissu secondaire lui-même : je considère le fait

comme certain au moins pour certaines cellules. Il y a déjà du liber, et si l'on juge aux dimensions des éléments dans lesquels il s'est différencié, ce liber interne est d'origine procambiale. Les cellules qui vont résulter de l'activité des éléments que nous avons considérés, vont former d'autre liber (et celui-là sera secondaire ou d'origine cambiale), et un tissu parenchymateux qui isolera le liber ainsi constitué de l'anneau ligneux secondaire : c'est ce que nous verrons par la suite.

Dans une autre région interfoliaire, nous retrouvons de tels cloisonnements, mais ils n'ont affecté que deux cellules isolées l'une de l'autre ; elles sont ici nettement distinctes de l'anneau vasculaire, mais n'en diffèrent pas beaucoup quant à leurs dimensions. Il est, je pense, curieux de constater que ces cellules génératrices de liber ne forment pas de méats avec les grandes cellules avec lesquelles elles sont en contact intérieurement, alors que d'autres qui se trouvent sur la même rangée transversale et qui gardent le caractère parenchymateux en présentent.

Des coupes faites à des niveaux inférieurs montrent seulement l'accentuation rapide de la différenciation du liber interne qui forme maintenant de véritables plages pénétrant profondément dans la moelle. Certaines cellules entre le bois et le liber présentent une cloison transversale, et si ces cellules sont groupées, nous retrouvons alors l'aspect d'assise génératrice que nous avons vu plus haut. Les régions interfoliaires n'offrent plus de particularités bien importantes ; elles sont d'ailleurs très réduites, car il n'y a plus à proprement parler à ce niveau de faisceaux de bois ; la lignification s'est déjà produite sur une grande partie de l'anneau vasculaire, et les traces ligneuses foliaires s'effacent quelque peu ; c'est à ce niveau surtout que nous avons constaté l'évolution libérienne de la cellule du tissu secondaire la plus interne. Mais le plus souvent le liber est séparé du bois par des éléments qui se comportent comme un véritable

cambium dont l'activité aboutit à la formation d'un tissu qui est soit du parenchyme, soit du liber. L'assise génératrice que nous avons observée au-dessus n'a pas d'autre évolution.

Et maintenant que nous savons comment se différencie le liber interne de *Convolvulus arvensis*, il nous est plus facile d'interpréter la disposition de ce liber dans une tige adulte. Dans une telle tige, l'anneau vasculaire se compose de :

1° Liber externe ;

2° Anneau ligneux secondaire ;

3° Parenchyme au nombre de une, deux ou même trois

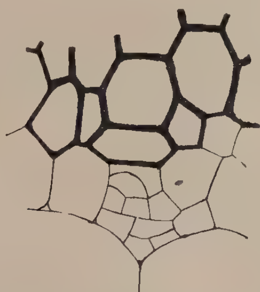


Fig.11. — *Convolvulus arvensis.* Liber interne dans cellule la plus interne de cambium.

assises séparant le tissu secondaire du liber interne. Le plus souvent, surtout lorsque l'on observe une plage importante de liber, on trouve dans cette 3e partie une assise génératrice bien distincte au-dessus des éléments libériens. La persistance de cette assise nous oblige à lui accorder un rôle prépondérant dans la formation du liber et du tissu qui s'intercale entre cette formation et le bois ; son origine, nous l'avons vu, est essentiellement vasculaire, de sorte qu'il convient de ne pas considérer le tissu auquel il donne naissance comme un tissu de séparation. Nous résumerons toute notre pensée, en déclarant qu'après qu'il s'est formé quelques éléments libériens internes aux dépens du procambium, certaines des premières cellules résultant de l'activité de l'assise généra-

trice libéro-ligneuse se comportent vis-à-vis d'eux absolument comme pour le liber externe : elles forment du parenchyme vasculaire et du liber secondaire ; cependant cette activité est très irrégulière et c'est pourquoi le liber interne diffère le plus souvent du liber externe, dans le détail de sa configuration anatomique.

Mais il y a mieux : nous trouvons encore dans cette tige adulte du liber différencié dans une cellule même du tissu secondaire, en contact direct avec un vaisseau de bois (fig. 11); enfin, nous savons que le liber interne peut se former aux dépens de cellules isolées en dedans de l'anneau ligneux : c'est ainsi que se forment les plus petits massifs libériens que nous observons et nous avons vu précédemment qu'originellement, ces cellules ne différaient guère de celles de la zone vasculaire.

Là se bornent nos observations sur les tiges. Le nombre restreint de plantes étudiées nous oblige à être quelque peu circonspect dans nos conclusions : aussi allons-nous nous contenter d'énumérer les plus générales.

I. — Le liber interne se différencie le plus souvent aux dépens de cellules en contact avec les vaisseaux procambiaux, dans des éléments procambiaux : elles apparaissent ainsi toujours en dedans des premières traces ligneuses foliaires ; ses rapports avec le tissu secondaire sont tout à fait différents.

II. — Entre les traces, la différenciation est plus tardive. Les premiers éléments formés, le sont toujours aux dépens de l'anneau procambial dans la partie que le développement du tissu secondaire a refoulé intérieurement. Il se peut que des cellules du cambium participent à sa formation.

III. — La *position*, que nous qualifions de médullaire du liber interne est due :

a) Au développement plus ou moins grand d'un tissu intercalaire ;

b) Au tissu secondaire lui-même qui se développe plus ou moins extérieurement aux trachées primitives. Lorsque ces trachées disparaissent, le liber *acquiert* ainsi apparemment le caractère médullaire ; mais originellement il en est nettement séparé.

L'étude des pétioles de quelques plantes à laquelle nous allons nous livrer, va nous fixer nettement sur ce dernier point.

CHAPITRE II

Les feuilles. — Les Fleurs.

Les feuilles ont été également étudiées par Lamounette. Il est inutile d'analyser ici cette partie de son mémoire ; disons seulement que pour cet auteur, le liber « supérieur se montre au point de vue de son origine nettement indépendant. Il se constitue toujours par des cloisonnements répétés de cellules parenchymateuses voisines de l'arc procambial, tout entier utilisé pour la formation du bois et du liber inférieur ».

Mais ce qu'il importe de connaître, ce sont les idées directrices qui ont présidé à ses recherches. Le concept du phyton énoncé par Gaudichaud en 1841 n'avait guère enthousiasmé les auteurs. C'est M. P.-A. Dangeard qui le premier reprit cette idée en 1889 dans un mémoire paru dans le *Botaniste* et intitulé « Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine ». Il résumait de la façon suivante les observations qu'il avait faites sur la structure primaire de la tige : « Il est commode d'envisager la tige primaire comme le résultat d'une union intime des pétioles ; la naissance d'une nouvelle feuille entraîne dans l'arc de la tige qui lui est inférieur, l'apparition de nouveau conjonctif et de nouveaux faisceaux libéro-ligneux ». Ce sont les traces foliaires dont il a été question jusqu'ici. Bonnier en 1900, puis Potonié, et d'autres auteurs conclurent dans le même sens. Un curieux mémoire de Chauveaud paru en 1921 a donné un nouveau concept, celui de la Phyllorhize. Attaquée avec vigueur par certains, et défendue avec non moins de vigueur par

son auteur, cette idée qui se base surtout sur l'ontogénie ne semble être après tout qu'une variation apportée à l'idée du phyton. Nous nous en tiendrons donc à cette dernière.

En même temps que Bonnier, Flot précisait les rapports anatomiques qu'il y avait entre la tige et la feuille, en montrant par des coupes longitudinales faites dans *Cornus sanguinea* que l'épiderme, l'écorce et le méristème vasculaire se continuent dans le mamelon foliaire, tandis qu'en dedans du procambium foliaire, on trouve un parenchyme en relations directes avec celui qui dans la tige provient des initiales médullaires. D'après les dessins qu'il donne, cette relation avec la moelle disparaît au moment où s'organise le bourgeon axillaire ; mais toujours, il y a continuité de la zone vasculaire.

Si j'ai insisté sur ces résultats aujourd'hui absolument classiques, c'est qu'ils ne sont pas admis un seul instant par Lamounette, qui considère la lame foliaire comme possédant un procambium local, issu d'un cloisonnement très actif de quelques cellules d'un parenchyme formé aux dépens du parenchyme cortical. Il est donc permis de contester d'avance les résultats de Lamounette : il s'est d'ailleurs contenté d'étudier le moment d'apparition du liber interne et de montrer que ce liber est toujours séparé des vaisseaux ligneux par des cellules de conjonctif. Il signale même une plante *Dapho laurenela* qui serait pourvue de liber interne dans la tige et qui n'en aurait pas dans les feuilles. Cet exemple, le seul, illustre évidemment la théorie qui donne le caractère médullaire au liber interne ; mais de trop nombreux faits illustrent également la thèse contraire pour que cette dernière ne soit préférée à l'autre.

Nos observations ont surtout porté sur *Fuchsia coccinea* dont nous avons déjà étudié la tige. Cette feuille présente du liber interne dans sa nervure médiane sur la plus grande partie de son parcours. Etudions d'abord un échantillon adulte. Le faisceau pétiolaire présente deux plages de liber

interne, de part et d'autre de son plan médian qui en est dépourvu ; le liber est séparé des premiers vaisseaux du bois secondaire, de façon différente suivant la région du faisceau que l'on considère : en partant de la région axiale vers l'extérieur le nombre des cellules de parenchyme séparant les deux tissus diminue progressivement. La figure que nous reproduisons ici (fig. 12) ne représente que la partie

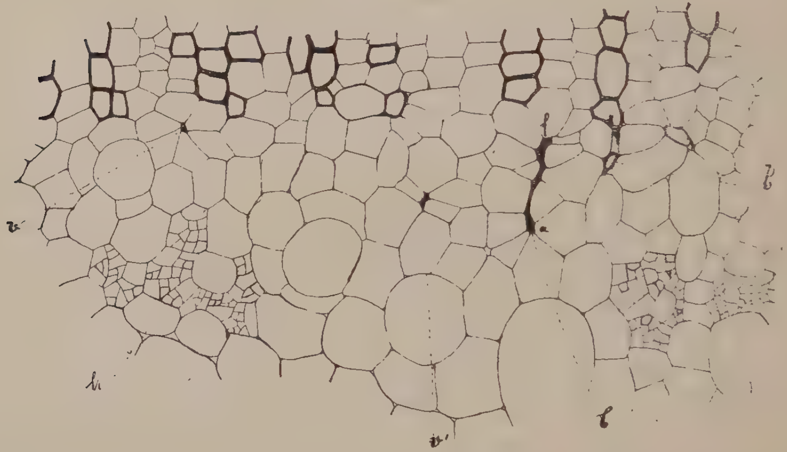


Fig. 12. — *Fuchsia coccinea.* Partie centrale du faisceau pétiolaire montrant liber interne et principalement la résorption des vaisseaux primaires entraînant une séparation plus grande entre liber interne et bois.

centrale du faisceau ; on voit qu'il y a au moins 3 cellules entre le liber et le bois ; latéralement il n'y en a plus qu'une ou deux ; on peut également constater que ce liber s'est formé dans des cellules semblables à celles de l'arc vasculaire, même les plus distantes qui pénètrent profondément dans le parenchyme supérieur du pétiole. Mais un fait surtout doit retenir notre attention : c'est la disparition des éléments vasculaires procambiaux qui n'existent plus qu'à l'état de traces intercellulaires. Ces traces peuvent être un simple point de lignification (v, v') ou bien encore une véritable traînée

de lignine (*b*). Dans ce dernier cas, il est clair que le premier vaisseau ou la trachée que cette trace intéresse, après avoir occupé une position comme *a*, s'est rapproché du tissu secondaire jusqu'en *f*. Ce rapprochement s'est effectué rapidement et par une série de vaisseaux intermédiaires et c'est leur trace commune qui subsiste. Enfin d'autres vaisseaux comme *b'* sont seulement en voie de disparition ; l'un d'entre eux est même relié de façon très curieuse au tissu secondaire. Ce qui résulte de ces observations, c'est que le liber était primitivement plus proche du bois qu'il ne l'est dans la coupe que nous considérons.

Mais quelle a été cette première position du bois par rapport au liber? Il nous suffit pour cela de faire une coupe dans un organe plus jeune ; une coupe passant au niveau de passage du pétiole au limbe montre toujours un faisceau formé d'un bois secondaire bien développé avec du côté interne, des éléments petits, polygonaux qui séparent le bois du liber interne. Sur ce dernier nous pouvons faire les mêmes observations que précédemment : cellules de mêmes dimensions que celles de l'arc vasculaire et absence de méats intercellulaires. Nous trouvons encore des traînées ligneuses analogues aux dernières que nous avons observées ; mais il est une observation plus importante que toutes les autres parce que plus démonstrative : c'est, de même que nous l'avons constaté maintes fois dans la tige, l'existence d'éléments libériens différenciés dans une cellule accolée à un vaisseau de bois primaire. Un certain nombre de ces vaisseaux subsistent en effet; leur présence a été nettement décelée par une coloration au vert d'iode. Des cellules comme 1 *vli* (fig. 13) montrent bien le rapport étroit qui existe entre le liber interne et le procambium. Mieux, il semble que le bois et le liber se sont différenciés dans un même élément auquel on ne saurait refuser le caractère procambial. Dans l'autre cellule libérienne (2 *vli.*) le cloisonnement donne une cellule de parenchyme *p* séparant le liber du bois, ce

qui n'est que la répétition de ce que nous avons observé jusqu'ici dans des cas analogues.

Nous voici donc entièrement fixé sur la valeur anatomique de la position du liber dans le pétiole adulte que nous avons tout d'abord choisi : il n'est qu'un caractère secondaire dû à l'éloignement ou à la disparition des premières trachées au contact desquelles s'étaient le plus souvent différencié

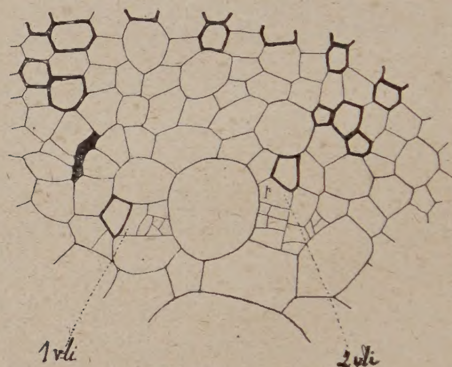


Fig. 13.— *Fuchsia coccinea.* Faisceau de pétiole plus jeune; le liber interne montre des relations plus étroites avec le bois : 1 et 2 *vli* = liber interne accolé au bois primaire.

le liber. Ce tissu intermédiaire est formé en majeure partie de parenchyme ligneux secondaire. Il convient ici de rappeler que la première observation que nous avons faite sur *Fuchsia coccinea* se rapporte à un jeune pétiole, à son niveau d'insertion avec la tige ; nous y avons observé un cloisonnement des cellules accolées au bois, cloisonnement qui avait une configuration d'assise génératrice. Cette assise, croyons-nous, est à la base de la formation du tissu qui donnera, liber interne, et en partie parenchyme intermédiaire, qui le plus souvent se limite à une ou deux assises de cellules. Mais cette séparation devient plus grande lorsque se déve-

loppe le tissu secondaire ce qui entraîne les modifications précédemment indiquées.

Une autre idée est celle qui fait provenir le liber interne du liber externe lui-même, par recouvrement des bords latéraux du faisceau de la nervure. Les protagonistes de cette théorie basée sur des faits très précis sont surtout Weiss (44) en 1883 et Col (11) en 1904.

Weiss explique la position du liber interne par une torsion insensible de 180° en tout, portant sur une portion du liber normal; pour Col, le liber normal passerait en situation anormale de deux façons différentes :

a) « Soit brusquement, à la jonction des faisceaux de deux nervures » ;

b) « Soit peu à peu en occupant une situation de plus en plus latérale dans l'arc normal et se retournant peu à peu à sa face antérieure. » Il se produirait ainsi dans les feuilles le même phénomène mis en évidence par Gérard dans les plantules et nous pourrions voir là une preuve de plus à l'appui de la théorie bicollatérale : c'est d'ailleurs l'opinion de Weiss.

Mais ce recouvrement est-il bien à l'origine même de la formation du liber interne, ou n'est-ce qu'une communication pure et simple entre deux formations identiques différenciées à deux pôles opposés du faisceau ? Considérons une feuille de *Vinca major*, dans une première série de coupes faites un peu avant l'extrémité de la nervure médiane, nous observons un recouvrement du faisceau de bois par le liber externe. Ce recouvrement est unilatéral et extrêmement régulier (fig. 14) ; le liber externe passe à la partie antérieure de la nervure sans aucune interruption, par une cellule de parenchyme ou par des vaisseaux comme en *a* (fig. 14), par exemple ; Les éléments libériens sont à peu près tous de mêmes dimensions, et son entourés avec les autres parties du faisceau par un endoderme très bien caractérisé.

Ceci observé, passons à l'étude de l'extrémité de la nervure ; mais auparavant, nous pouvons remarquer que la meilleure

des vérifications de la théorie de Weiss et de Col, ce serait l'éloignement progressif du liber interne de sa position antérieure vers la partie latérale du faisceau d'abord et postérieure ensuite ; ou autrement dit, les préparations que nous allons étudier ne doivent plus nous présenter d'îlots libériens

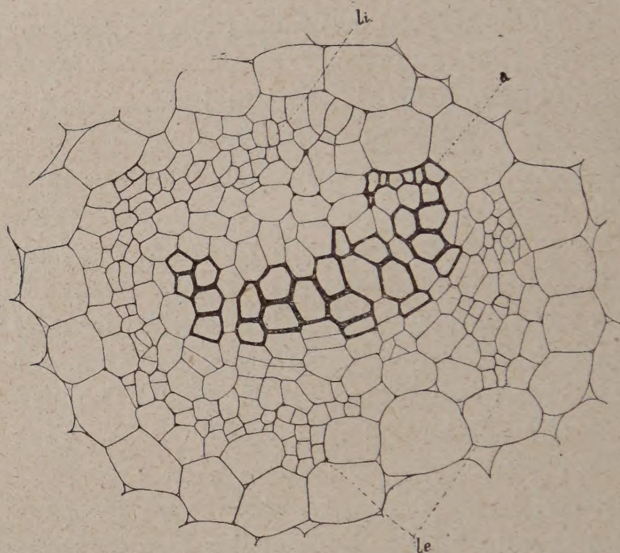


Fig. 14. — *Vinca major.* Nervure médiane d'une feuille avec recouvrement unilatéral du bois unissant le liber interne *li* au liber externe *le.*

isolés à la partie supérieure du faisceau. La connexion avec le liber externe doit être maintenue, et ne disparaître qu'autant que le liber interne disparaît lui-même !

Il n'en est nullement ainsi, et le liber interne existe encore sous la forme de faisceaux isolés au-dessus du bois ; la séparation des deux libers s'effectue par des vaisseaux de bois accolés à l'endoderme latéralement, de la même façon qu'en *a*, ainsi que nous l'avons déjà vu (fig. 14). Ce n'est qu'un peu plus haut dans la nervure que le recouvrement reparaît, et